# Der Lauf der entflügelten Honigbiene (Apis mellifica) zum Licht und der Einfluß von Eingriffen an Rezeptoren, Zentralnervensystem und Effektoren

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Philosophischen Fakultät

der Universität Marburg

vorgelegt von

**Fritz Urban**

aus Sulzbach (Saar)

Marburg 1931

# Der Lauf der entflügelten Honigbiene (Apis mellifica) zum Licht und der Einfluß von Eingriffen an Rezeptoren, Zentralnervensystem und Effektoren

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Philosophischen Fakultät

der Universität Marburg

vorgelegt von

**Fritz Urban**

aus Sulzbach (Saar)

Marburg 1931

Als Dissertation angenommen am 8. Juli 1931
Referent: Herr Prof. Dr. Friedrich Alverdes
Tag der mündlichen Prüfung: 8. Juli 1931
Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

Sonderdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“
Band 140, Seite 291—355. 1932.

## Inhaltsübersicht.


Seite

I. Einleitung . . . . . 292
II. Allgemeines über die Eingriffe und über die Versuchsanordnungen 293
III. Verhalten der Bienen im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung . . . 300
a) Normale Tiere . . . . . 300
b) C-Tiere . . . . . 303
c) Einseitig geblendete Tiere . . . . . 304
d) Tiere mit einseitig verkürzten Beinen . . . . . 304
IV. Verhalten der Bienen gegen Standreiz im . . . . . 305
1. Einlichtversuch . . . . . 305
a) Normale Tiere . . . . . 306
b) C-Tiere . . . . . 308
c) Einseitig geblendete Tiere . . . . . 308
d) Einseitig geblendete C-Tiere . . . . . 312
e) Partiell geblendete Tiere . . . . . 314
f) Partiell geblendete C-Tiere . . . . . 315
2. Standreize im Zweilichtversuch . . . . . 316
a) Normale Tiere . . . . . 317
b) C-Tiere . . . . . 318
c) Einseitig geblendete Tiere . . . . . 319
d) Einseitig geblendete C-Tiere . . . . . 322
3. Dreilichtversuch . . . . . 325
a) Normale Tiere . . . . . 325
b) C-Tiere . . . . . 326
c) Einseitig geblendete Tiere . . . . . 327
d) Einseitig geblendete C-Tiere . . . . . 327
V. Verhalten gegen bewegte Reize . . . . . 330
1. Nystagmusversuch . . . . . 330

Seite
a) Normale Tiere . . . . . 330
b) C-Tiere . . . . . 331
c) Einseitig geblendete Tiere . . . . . 332
d) Einseitig geblendete C-Tiere . . . . . 333
2. Nystagmusversuch bei Anwesenheit eines Standlichtes . . . . 336
VI. Verhalten im Blinkversuch . . . . . 337
a) Normale Tiere . . . . . 338
b) C-Tiere . . . . . 339
c) Einseitig geblendete Tiere . . . . . 339
d) Einseitig geblendete C-Tiere . . . . . 339
e) Verhalten normaler Tiere im Blinkversuch bei Verlegung des Startpunktes . . . . . 340
VII. Verhalten im Neureizversuch . . . . . 341
a) Normale Tiere . . . . . 341
b) C-Tiere . . . . . 344
c) Tiere mit einseitig verkürzten Beinen . . . . . 347
d) C-Tiere mit einseitig verkürzten Beinen . . . . . 349
VIII. Verhalten beim Abwandern der Hälfte des Standlichtes . . . . . 350
a) Normale Tiere . . . . . 350
b) C-Tiere . . . . . 351
c) Tiere mit einseitig verkürzten Beinen . . . . . 352
IX. Zusammenfassung . . . . . 352
Literatur . . . . . 355

## I. Einleitung.

Untersuchungen über die Laufreaktionen der Honigbiene wurden bereits 1919 von Minnich angestellt und die Resultate im Sinne der Tropotaxistheorie gedeutet. Die Ergebnisse des Autors werden durch die von mir gemachten Erfahrungen bestätigt; die Deutung der Experimente muß nach den seither besonders in jüngster Zeit erzielten Fortschritten naturgemäß eine andere sein, dem modernen Stand der Dinge entsprechend.

Ganz neuartige Gesichtspunkte bei der Deutung der locomotorischen Bewegungen der Tiere auf Helligkeit und Dunkelheit hatten sich aus der Arbeit von Alverdes (1930) ergeben. Dieser Autor arbeitete mit *Eupagurus* und *Carcinus*, die sich meist in asymmetrischer Körperstellung zu einem Reizspender hinbewegen. »Die symmetrische Orientierung bedeutet bei diesen Tieren in gewissem Sinne also nur einen Grenzfall« (Alverdes 1930).

Die Auffassung der locomotorischen, auf Lichtreize erfolgenden Reaktionen schien weiter gefördert werden zu können durch Beobachtung solcher Tiere, die experimentell zu einem Lauf in asymmetrischer Körperhaltung gezwungen sind.

Es gelang mir, eine dauernde asymmetrische Körperhaltung bei Bienen durch einen Eingriff am Centralnervensystem zu erzielen. Auch durch eine weniger tief in die Funktionen eingreifende Operation, nämlich Verkürzung der Beine einer Seite, konnte eine asymmetrische Haltung der Tiere erzwungen werden.

Außer diesen Eingriffen an Centralnervensystem und Effectoren wurde der Einfluß von Blendungen studiert, die verschiedenartige Bezirke der beiden Komplexaugen betrafen.

Im Anschluß an die Arbeit von ALVERDES (1930) ergab sich die folgende Problemstellung: Es war der Lauf der Honigbiene zum Licht und der Einfluß von peripheren Eingriffen an Receptoren und Effectoren und von centralen Eingriffen am Centralnervensystem zu untersuchen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. ALVERDES, möchte ich auch an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine ständige Anteilnahme während ihrer Ausführung danken. Auch Herrn Dr. K. FREUDENSTEIN bin ich für die technische Förderung meiner Arbeit zu Dank verpflichtet.

## II. Allgemeines über die Eingriffe und über die Versuchsanordnungen.

Allen Bienen, die zur Beobachtung gelangten, wurden zuvor die Flügel gestutzt. Eine durch diesen Eingriff eventuell hervorgerufene Reizwirkung verlor sich nach kurzer Zeit. Vor jedem Lauf verbrachten die Versuchstiere einige Zeit, bis sie völlig ruhig geworden waren, am Startplatz unter einer mit schwarzem Papier ausgeschlagenen Petrischale.

### Blendung.

Die Blendung der Bienen wurde vorgenommen durch Anlegung einer Blendkappe. Als Blendmaterial war sowohl bei totaler Blendung wie bei Teilblendung eines Auges der schnelltrocknende Chloroformlack am geeignetsten. Das Tier wurde in Plastilin gefesselt und der Eingriff an dem so festgelegten Individuum unter dem Binocular vorgenommen. War der Lack getrocknet, so wurde nochmals geprüft, ob er das ganze Auge kontinuierlich überzog. Ebenso wurde der Überzug der Augen nach jeder Versuchsreihe nachgeprüft, um Fehlerquellen infolge eines Schadhaftwerdens der Blendkappe auszuschalten.

Im folgenden bezieht sich die Bezeichnung geblendet immer nur auf das Komplexauge. Von mir vorgenommene Experimente haben nämlich ergeben, daß bei den zu schildernden Versuchsbedingungen ein eventueller Einfluß der Stirnaugen unberücksichtigt bleiben kann. So verhielten sich z. B. total auf den Komplexaugen geblendete Tiere mit

intakten Stirnaugen wie völlig blinde Tiere; eine Orientierung dem Licht gegenüber konnte nicht mehr stattfinden. Umgekehrt verhielten sich Bienen mit intakten Komplexaugen, denen aber alle, ein oder zwei Stirnaugen lackiert waren, einem Lichtreiz gegenüber wie normale Tiere. Bei einseitiger Blendung eines Komplexauges trat ebenfalls kein Einfluß der Stirnaugen in Erscheinung.

In einer kürzlich erschienenen Untersuchung gibt E. Müller (1931) für Bienen an, daß »die untersuchten Insekten nach Blendung der Komplexaugen keinerlei Lichtreaktionen zeigten«, eine Feststellung, die auch durch meine Experimente bestätigt wird (siehe oben). Nach Blendung eines, zweier oder aller Ocellen fand Müller bei gleichzeitigem Freilassen der Komplexaugen wesentliche Änderungen im phototaktischen Verhalten, wenn er die Tiere mehreren Lichtreizen aussetzte. Von mir in ähnlicher Weise wie vom erwähnten Autor vorgenommene Eingriffe an den Stirnaugen, während gleichzeitig ein Komplexauge total geblendet war, ergaben auch im Zweilichtversuch keinen Einfluß der Stirnaugen.

Nach Feststellungen von A. Wolsky (1931) »liegt die Retina in den Ocellen der Honigbiene in keinem Falle in der Brennebene, sondern oft sehr bedeutend vor ihr, also kann bei diesen Organen kein Bildsehen erfolgen. Sie können daher auch nicht der Zieleinstellung dienen«.

Wurden die Bienen nach der Blendung freigelassen, so führten sie sofort lebhafte Putzbewegungen aus. Außer dem Abdomen, dem intakten Auge und den Fühlern putzten sie vor allem das geblendete Auge. Diese lebhaften Reaktionen wurden aber allmählich immer schwächer und fanden sich später nur noch als eine der Ausdrucksformen einer intracentralen Desorientiertheit. Z. B. blieb das Tier beim Zweilichtversuch beim Lauf auf der Mittelsenkrechten oder beim Laufen in Zickzackkurven häufig stehen und machte lebhafte Putzbewegungen; dabei konnte es den Körper bald nach der einen, bald nach der anderen Reizquelle hinwenden.

### Operationen am Centralnervensystem.

Um bei den Versuchstieren den normalen Ablauf der Reaktionen zu beeinflussen, wurden Eingriffe am Centralnervensystem vorgenommen. Die Operationen bei den Bienen wurden mit eigens zu diesem Zwecke gezogenen, feinen Glasmesserchen bzw. mit einem gut geschliffenen Rasiermesser unter dem Binocular ausgeführt.

Eine wesentliche Beeinflussung des Verhaltens konnte nur von Eingriffen erwartet werden, die an den im Ober- und Unterschlundganglion

gelegenen höchsten Centren oder an den ihnen unmittelbar benachbarten centralnervösen Teilen vorgenommen wurden.

Die Operationstechnik wurde zunächst an einem größeren Objekt, der Hornisse (*Vespa crabro*), erprobt. Ich zog gerade die Hornisse heran, weil zu vermuten war, daß bei diesen, den Bienen nahe verwandten Tieren die Funktion des Centralnervensystems eine ähnliche sein würde. Diese Annahme hat sich auch im Prinzip als richtig erwiesen.

Zur Ausführung der Eingriffe wurden die Tiere in Rückenlage auf einer Korkplatte durch zwei Nadeln befestigt, die kreuzartig über den Taillenabschnitt gesteckt wurden. Abdomen, Thorax und Kopf erhielten durch darüber gesteckte Gummibänder die gewünschte Lage. Eine Betäubung der Tiere fand nicht statt. Sie konnten daher, wenn eine eventuell durch die Operation hervorgerufene Schockwirkung abgeklungen war, sofort zur Beobachtung verwendet werden. Die durchschnittliche Lebensdauer derart operierter Hornissen wie auch der Bienen betrug etwa 24 Stunden. Der Erfolg der Eingriffe wurde an Schnittpräparaten und durch nachträgliche Präparation der Tiere kontrolliert.

Am fruchtbarsten erwies sich die Durchtrennung einer Commissur zwischen Unterschlundganglion und erstem Thoracalganglion. Durch diesen Eingriff konnte das Tier künstlich in eine dauernde asymmetrische Körperlage versetzt werden. Wurde z. B. die rechte Commissur durchtrennt (abgekürzt wird im folgenden ein solches Tier als R.C-Tier bezeichnet), so wendete das Tier die linke Körperseite beim Gehen in die Fortbewegungsrichtung; wurde die linke Commissur durchtrennt (abgekürzt L.C-Tier), so geschah dasselbe mit der rechten Körperseite, und zwar bildete jedesmal die Körperachse mit der Verbindungslinie zwischen Tier und Ziel einen Winkel von durchschnittlich 25°. Die Art des Schreitens wurde ebenfalls durch diese Operation abgeändert, denn die Beine der operierten und die der intakten Seite beteiligten sich von nun an in verschiedener Weise an der Locomotion. Die letzteren führten eine mehr ziehende, die Beine der operierten Seite dagegen eine mehr schiebende Bewegung aus. Ich unterscheide daher im folgenden beide Körperseiten als »Zug- und Schubseite«. In der geschilderten charakteristischen Bewegungsart eilten also operierte C-Tiere in asymmetrischer Körperhaltung mit der gesunden Seite voraus zum Licht.

Durch den Eingriff hat, wie die Experimente immer wieder zeigten, nicht die Einheitlichkeit und Geschlossenheit der Gesamttätigkeit gelitten, sondern bloß der Bewegungsmodus ist abgeändert worden: das Tier nimmt — im Sinne der Psychiatrie ausgedrückt — eine Zwangshaltung ein.

Die charakteristische Stellung, die von Hornissen in der Ruhelage eingenommen wurde, wird durch die beigegebene Photographie (Abb. 1) erläutert.

Das im vorhergehenden von operierten Hornissen Gesagte hat auch Gültigkeit für in gleicher Weise operierte Bienen. Statt einer Biene ist nur deshalb eine Hornisse abgebildet, weil ihre bedeutendere Körpergröße leichter Einzelheiten erkennen läßt.

Direkte Eingriffe am Oberschlundganglion, wie Längsspaltung oder einseitige Exstirpation, ließen sich in unseren Versuchen nicht auswerten. Die Längsspaltung des Oberschlundganglions gelang bei Bie-

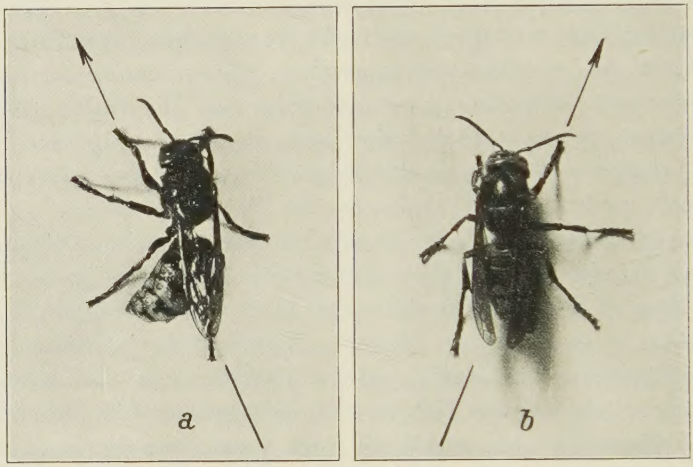


Abb. 1. 2 Exemplare von *Vespa crabro* nach a) rechtsseitiger, b) linksseitiger Durchschneidung der Kommissur zwischen Unterschlundganglion und I. Thorakalganglion. (R.C-Tier resp. L,C-Tier.)

nen nie völlig exakt. Denn da die Schnittführung nie völlig symmetrisch zwischen rechter und linker Gehirnhälfte ausgeführt werden konnte, trat immer, ähnlich wie bei einseitiger Gehirnexstirpation, ein asymmetrisches Zwangswandern ein. Dieses Zwangswandern überlagerte und verdeckte jede andere Reaktion. Ein einwandfreies Reagieren auf Lichtreiz z. B. konnte bei solchen Tieren nicht wahrgenommen werden. Direkte Eingriffe am Gehirn kommen also für unsere Fragestellung nicht in Betracht. Von Operationen am Unterschlundganglion mußte ebenfalls abgesehen werden, da es wegen seiner geschützten Lage einem experimentellen Eingriff unzugänglich war.

### Beinoperationen.

Eine künstliche Schräglage des Körpers ließ sich bei Bienen — abgesehen von dem vorher erwähnten Eingriff am Centralnervensystem —

auch durch Operationen an den Effectoren, den Beinen, erzielen. Mast (1923) hatte bereits an *Eristalis* solche Beinoperationen vorgenommen und deren Einfluß auf die Lichtreaktionen seiner Versuchstiere studiert. Die von mir vorgenommenen Beinamputationen wurden ausgeführt, nachdem die Biene in weichgeknetetem Plastilin festgelegt worden war. Es erhob sich in diesem Zusammenhang die Frage, ob die beiden Eingriffe, der peripher und der central liegende, die rein äußerlich beim Lauf eine ähnliche Körperstellung bedingten, das Tier auch in seinen Reaktionen ähnlich beeinflussen könnten. Schnitt man die Tarsen einer Beinseite ab, so fand das Tier mit diesen Beinen wenig Widerstand auf der Unterlage. Der Körper wurde daher von der intakten Seite beim Gang in eine Schräglage hineingezogen. Im optisch homogenen Versuchsfeld war dadurch der Lauf nach der intakten Seite mechanisch erleichtert.

Bei Anwesenheit einer Lichtquelle, die dem Tier eine Orientierung im Raum ermöglichte, konnte das Tier durch ruckartige Bewegungen die geschilderte Schräglage kompensieren. Dadurch konnte für kurze Zeit eine normale symmetrische Körperstellung zum Licht eingenommen werden. Die Möglichkeit zu solchen kompensatorischen Ruckbewegungen ließ sich dadurch weitgehend unterbinden, daß man die Beine einer Seite nicht gleichmäßig verkürzte. Um eine möglichst wenig kompensierbare Schräglage zu schaffen, wurden folgende Beinamputationen als die geeignetsten erprobt.

Erstes Bein: Tarsus.
Zweites Bein: Tarsus und Häfte der Tibia.
Drittes Bein: Tarsus und Tibia.

Erstes Bein: intakt.
Zweites Bein: Tarsus und Tibia.
Drittes Bein: Tarsus und Tibia.

Aber selbst, wenn die Operationen in dieser Weise vorgenommen wurden, hatte das Tier noch die Möglichkeit, durch Haltung seines Abdomens seine Körperlage zum Teil zu korrigieren; es konnte mit der auf der Unterlage schleifenden Abdomenspitze gelegentlich den Körper in die normale symmetrische Lage zum Licht hineinsteuern.

## Blickfeld der Bienen.

Die Angaben Baumgärtners (1928) über den Sehbereich der Honigbiene machten eigene Untersuchungen über diesen Punkt überflüssig. »Die Achsen der vorderen Ommatidien eines normalen Querschnitts sind parallel der Sagittalebene. Ihre Blickrichtung bildet aber infolge

der Schiefstellung mit der Achse einen Winkel von etwa 14° nach innen, so daß wir ein binoculares Sehfeld von etwa 28° für die nach vorn gerichteten Partien des Auges konstatieren können. Die hinteren Ommatidien stehen infolge der Schiefstellung ziemlich genau nach hinten. Ihre Blickrichtung ist fast parallel der Sagittalebene, und somit schließen sich die Sehräume der beiden Augen nach hinten fast aneinander an, ohne sich zu überdecken.

Auf einem Längsschnitt sieht man, daß die Blickrichtungen der oberen Ommatidien beider Augen sich überschneiden. Sie bilden mit der Sagittalebene einen Winkel von 20°. Der binoculare Sehraum beträgt also hier 40°. Die Blickrichtung der unteren Ommatidien des Längsschnittes schneidet die Sagittalebene in einem Winkel von 45°, was einen binocularen Sehraum von 90° ergeben würde.

Der Sehraum der Bienen umfaßt also den ganzen Raum und besitzt sogar noch einen 28° breiten Streifen binocularen Sehens, der sich nach unten bis auf 90° und nach oben bis auf 40° verbreitert« (Baumgärtner 1928).

Befindet sich eine Biene durch die Operation an der Commissur in der geschilderten Zwangshaltung, so ist ihr Sehraum etwas verschoben. Die Schräglage des Tieres bezieht sich nämlich nicht nur auf die Längsachse, sondern auch auf die Querachse. Die Schubseite ist gegenüber der anderen etwas gehoben. Durch die Operation am Halsabschnitt erhält der Kopf außerdem, rein mechanisch bedingt, eine passive Drehung, so daß das Auge auf der operierten Seite etwas höher liegt als das andere (Abb. 1). Da für die Zwecke der Operation naturgemäß auf der einen Seite in geringem Umfange das Chitin entfernt werden muß, so erfährt der Kopf außerdem eine geringe Drehung gegen die Längsachse des Körpers. Er liegt auf der intakten Seite, durch den Zug des Chitins bedingt, dem Körper etwas dichter an als auf der operierten Seite. Hierdurch kann sich das Gesichtsfeld eines operierten Tieres bis zu 15 bis 17° in Richtung der intakten Seite verschieben.

Alle im folgenden zu schildernden, an Arbeitsbienen ausgeführten Versuche wurden unter denselben äußeren Grundbedingungen vorgenommen.

Um festzustellen, ob der Lauf der Bienen bei geringen Veränderungen des $CO_2$- und $O_2$-Gehaltes der Luft sich gegen das normale Verhalten abändert, ließ ich intakte Bienen in Glasexsiccatoren laufen. Die Tiere produzierten bei Oberbeleuchtung in geschlossenen Glasexsiccatoren, in denen $CO_2$- und $O_2$-Gehalt in mäßigen Grenzen (bis $^1/_6$ gegen Normalgehalt) variiert wurde, dieselben Laufspuren wie unter gewöhn-

lichen Bedingungen bei Oberbeleuchtung. — Eine geringe Schwankung im $CO_2$- und $O_2$-Gehalt, die beim Experimentieren in geschlossener Dunkelkammer eventuell eintreten könnte, darf bei Auswertung des Verhaltens der Versuchstiere daher unberücksichtigt bleiben.

## Nomenklatur.

Die Nomenklatur, die ich zur Charakterisierung der einzelnen Versuche angewendet habe, muß für einzelne Fälle noch näher erläutert werden.

Die Begriffe der »körperlichen Orientierung« und »intracentralen Orientiertheit und Desorientiertheit« verwende ich im Sinne von Alverdes (1931). Ebenso wird der von diesem Autor geprägte Begriff der »intracentralen Ausschaltung« eines Reizes für meine Versuchstiere gebraucht.

Was mit der Bezeichnung Ein-, Zwei- und Dreilichtversuch gemeint ist, bedarf weiter keiner Erklärung; daß ferner der Nystagmusversuch sich nur mit dem optischen Nystagmus beschäftigt, geht aus der ganzen Problemstellung hervor.

Der einfache Nystagmusversuch kann mit dem Einlichtversuch kombiniert werden. In diesem Falle wird dem Versuchstier innerhalb des rotierenden Cylinders noch eine ruhende Reizquelle in Form einer kleinen Lampe dargeboten. Ich nenne solche ruhenden, feststehenden Reizquellen Standreize und verstehe darunter Lichtquellen, die eine konstante Stellung im Versuchsfeld einnehmen und auch ihrer Intensität nach dauernd gleichbleiben.

Von diesen so definierten Standlichtern sind die Blinklichter zu unterscheiden; gemeinsam mit den Standlichtern ist ihnen die konstante Stellung im Raum. Unterschieden sind sie von den Standreizen dadurch, daß sie nur in bestimmten Zeitintervallen aufleuchten und wirksam sind.

Auch im Neureizversuch sind nicht während eines ganzen Versuches dieselben Reizqualitäten vorhanden. Während von vornherein ein Standlicht wirksam ist, tritt während des Versuches von einem bestimmten Zeitpunkte an plötzlich noch eine gleichstarke Lichtquelle als »Neureiz« hinzu. Dem Versuchstier wird so plötzlich eine weitere Orientierungsmöglichkeit geboten.

Ferner kann das Standlicht aus zwei gleichstarken Lichtquellen zusammengesetzt werden. Dadurch hat der Experimentator die Möglichkeit, während das Tier zu diesem Standreiz läuft, plötzlich die eine Lampe fortzubewegen. Die Biene muß sich dann zwischen der stehen-

bleibenden und der abwandernden Lampe entscheiden, wobei besonders zu bemerken ist, daß die letztere für das Tier proportional ihrer Fortbewegung dauernd an Lichtintensität verliert.

### Versuchsfeld.

Die Untersuchung aller im folgenden beschriebenen, durch Lichtreiz hervorgerufenen Reaktionen wurde im verdunkelten Laboratorium auf einem Versuchsfeld mit rechteckiger Bodenfläche ausgeführt. Die Seitenlänge des Rechtecks betrug 73 und 48 cm. Umgeben war das Versuchsfeld von 14 cm hohen, mit mattschwarzem Papier bekleideten Holzwänden. Als Bodenfläche zur Aufnahme der Laufspuren wurde weißes Packpapier verwandt. Auf seiner etwas rauhen Oberfläche fanden die Tarsen der Bienen genügend Widerstand. Die Tiere konnten daher nicht ausgleiten und bewegten sich vollkommen normal.

Die Laufspuren wurden mit einem weichen Bleistift, mit dem ich 5—6 cm hinter dem Tier seinen Lauf nachzeichnete, protokolliert. Irgendeine Beeinflussung der Tiere fand durch diese Methode nicht statt. Auf Millimeterpapier ließen sich dieselben Spuren wie auf Packpapier gewinnen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung wurden aus rund 5000 protokollierten Laufspuren gewonnen.

## III. Verhalten der Bienen im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung.

Zur Untersuchung des Verhaltens der Bienen bei Oberbeleuchtung wurde das Versuchsfeld mit einer 200 Watt-Lampe beleuchtet. Die Lampe befand sich $1^1/_2$ m über der Mitte des Versuchsfeldes. Die Versuchstiere hatten bei dieser Anordnung in der Horizontalebene keinerlei Marschrichtungspunkte.

#### a) Normale Tiere.

Die meisten Tiere wanderten völlig beliebig im Versuchsfeld umher, wandten sich bald nach rechts, bald nach links oder liefen gerade aus. Eine Bevorzugung einer bestimmten Richtung war bei ihnen nicht wahrzunehmen. Diese regellosen Laufkurven dürfen wohl zum Teil als Suchbewegungen gedeutet werden; andererseits aber ist zu bedenken, daß es dem Tier unter den gegebenen Bedingungen kaum möglich sein wird, stets genau symmetrisch, centralnervöse Impulse den Extremitäten der rechten und linken Körperseite zuzuleiten, so daß ein gerader Lauf meist nicht zustande kommen konnte.

Die geflügelte photopositive Biene würde zum Oberlicht fliegen. Die entflügelte Biene aber »sieht von der über ihr befindlichen Lampe ab«, schaltet sie intracentral aus; sie läuft beliebig umher und verharrt nicht senkrecht unter ihr.

Das Verhalten einer geringen Anzahl von Bienen wich von dem soeben beschriebenen ab. Diese Tiere zeigten eine deutliche, während des ganzen Versuchs andauernde Bevorzugung einer bestimmten Laufrichtung. Es kamen dann also ständige Abweichungen nach rechts oder bei anderen Tieren nach links zustande. Die dadurch erzeugte Laufspur stellt eine Spiralkurve dar (Abb. 2). Es bleibt keine andere Erklärung, als daß derartige Lauftendenzen rein intracentral bedingt waren. Minnich (1919) beobachtete in seinen Versuchen das gleiche Verhalten. Er gibt wenigstens die Möglichkeit zu, daß innere Faktoren

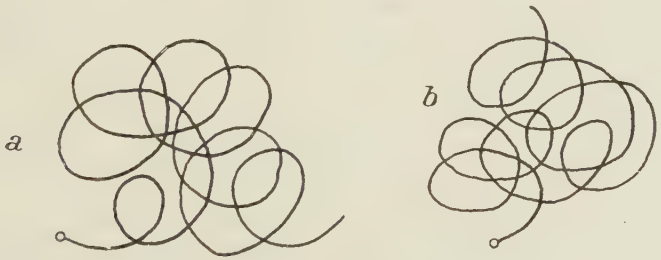


Abb. 2. Laufkurve einer normalen Biene mit Tendenz zum Abweichen nach links. a) Dunkelspur, b) Spur bei Oberbeleuchtung.

mit im Spiele sein könnten: »Since essentially the same responses occur in total darkness, they are not fundamentally dependent upon photic stimulation. They are probably, therefore, conditioned largely by internal factors.«

Handelte es sich bei den beschriebenen Links- bzw. Rechtstendenzen um intracentral bedingte Verhaltensweisen, die von äußeren Momenten unabhängig waren, so mußten sie auch bei anderen Versuchsanordnungen in Erscheinung treten. Es hat sich herausgestellt, daß dies tatsächlich der Fall ist.

Versetzte ich Tiere, bei denen ich eine Tendenz zum Abweichen nach rechts oder links festgestellt hatte, in ein rot beleuchtetes Versuchsfeld, so ergaben sich ähnliche Spurbilder wie vorher bei weißer Oberbeleuchtung. Auch in denjenigen Versuchen, bei welchen mehrere horizontal wirkende Lichtreize geboten wurden, konnte das eine oder andere Tier derartige Lauftendenzen zeigen. Das hatte z. B. im Zwielichtversuch die Konsequenz, daß Tiere mit Rechtstendenz häufiger zum

rechten als zum linken Licht gelangten. Es gilt überhaupt ganz allgemein: Bevorzugt ein Tier eine bestimmte Laufrichtung, so sucht es von verschiedenen gleichstarken Lichtreizen am häufigsten denjenigen auf, welcher in der bevorzugten Laufrichtung liegt.

A. Müller (1925) hat angegeben, daß Asseln durch Verwundungen zu Abweichungen veranlaßt wurden. Es lag also noch die Möglichkeit vor, daß die von mir festgestellten Links- oder Rechtstendenzen durch irgendwelche unbeachtet gebliebene Verletzungen der Tiere hervorgerufen würden. Von vornherein sprach das häufige Auftreten der Bevorzugung einer Laufrichtung gegen diese Annahme. Die Frage wurde systematisch geprüft. An den verschiedensten Körperstellen wurden kleinere Wunden gesetzt, ohne das Centralnervensystem dabei zu verletzen. Im allgemeinen aktivierten diese Reize die Bienen in ihrem Gesamtverhalten; der Lauf z. B. wurde hastiger und mit größerer Durchschnittsgeschwindigkeit ausgeführt als sonst. Eine Abweichung nach irgendeiner Seite ergab sich aber allein im Zusammenhang mit der Verwundung niemals. Auch das Gesamtverhalten von Bienen mit Tendenzen zum asymmetrischen Lauf blieb nach der Verletzung durchaus das gleiche wie zuvor. Beeinflussung durch Wundreize kommt also zur Erklärung für die Bevorzugung einer Richtung nicht in Frage.

Man könnte sich vorstellen, daß länger andauernde einseitige Beleuchtung eines Tieres sich durch Reiznachwirkung später wenigstens eine Zeitlang als Tendenz zum asymmetrischen Lauf bemerkbar macht. — Die Frage ließ sich verhältnismäßig einfach entscheiden. Normale Bienen wurden schonend auf kleinen Plastillinstativen befestigt und eine bestimmte Zeit in bestimmter Entfernung von einer 40-Watt-Lampe, deren Wärmewirkung durch eine Kühlcüvette ausgeschaltet war, so aufgestellt, daß nur ein Auge beleuchtet wurde. Die allerverschiedensten Reizintensitäten und eine verschieden lange Reizdauer wurden bei dieser Versuchsserie ausprobiert (Tabelle A). Niemals zeigte sich, wenn man das Tier von der Plastilinfesselung befreit hatte, eine Besonderheit. Die Bienen verhielten sich genau wie vor dem Versuch, sowohl im Dunkeln wie bei Oberbeleuchtung.

Tabelle A. Erklärung s. Text.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 10 cm | 10 Min. | 20 Min. | 30 Min. | . . . . . 60 Min. |
| 15 » | 10 » | 20 » | 30 » | . . . . . 60 » |
| 20 » | 10 » | 20 » | 30 » | . . . . . 60 » |
| 30 » | 10 » | 20 » | 30 » | . . . . . 60 » |
| 40 » | 10 » | 20 » | 30 » | . . . . . 60 » |
| 50 » | 10 » | 20 » | 30 » | . . . . . 60 » |

Auch Wärme, die asymmetrisch zur Wirkung gelangte, erzeugte keine Änderung im Verhalten der Bienen. Als Wärmequelle diente mir in den Versuchen eine Rubinglas-Kohlenfadenlampe. Tabelle A gibt ebenfalls für diese Versuche die Entfernungen von der Lampe und die Reizdauer an.

### b) C-Tiere.

Horizontal wirkendem Licht gegenüber verhielten sich C-Bienen normal, abgesehen von der Schräghaltung, in der sie liefen, d. h. sie erreichten die Reizquelle in geradem, gerichtetem Lauf: das Tier ist trotz seiner Zwangshaltung durchaus wie das normale Individuum zu geschlossener, einheitlicher Tätigkeit fähig.

Das Ziel bedingt bei dem Tier ein zur Erreichung desselben adäquates Verhalten, unter der Voraussetzung allerdings, daß der Reiz überhaupt auf eine intracentrale Disponiertheit zum zielgerichteten Lauf trifft.

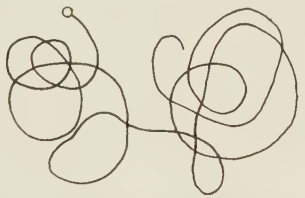

Abb. 3. L.C-Biene: Dunkelspur. Der Lauf nach rechts ist funktionell begünstigt. O Start.

Wurde dem normalen Versuchstier sein Ziel genommen und damit zugleich die Möglichkeit, sein Verhalten auf die Erreichung eines solchen zu konzentrieren, so war das Resultat im optisch homogenen Versuchsfeld ein unregelmäßiger Lauf: denn ein Marschrichtungspunkt war nicht mehr vorhanden; es gab also kein »Ziel« mehr, das dann noch die »Mittel« zu seiner Erreichung hätte bestimmen können (vgl. Alverdes 1931). Unter den gegebenen Bedingungen vermag die Biene nicht mehr die zu den Beinen gehenden Impulse genau zu dosieren. Als Laufspur erhalten wir eine bald nach rechts, bald nach links gewundene Kurve.

Deutlicher noch als durch normale Tiere wird durch das Verhalten der C-Bienen der von Alverdes (1931) aufgestellte Satz verdeutlicht: Das Gesamtverhalten eines Tieres richtet sich nach dem von ihm angestrebten Ziel.

C-Bienen in gerichtetem Licht erreichen ihr Ziel geradlinig in der früher geschilderten charakteristischen Weise. — Der ziellose Lauf im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung hingegen zeigte eine Abweichung nach der Zugseite, so daß eine nach der letzteren gewundene Spirale resultierte. Ein Wundreiz kam nach den obigen Ausführungen zur Deutung der Spirale nicht in Frage (Abb. 3).

### c) Einseitig geblendete Tiere.

Einseitig geblendete Bienen liefen bei Oberbeleuchtung in Spiralbahnen nach der sehenden Seite. Die Tiere sind, wie v. Buddenbrock (1931) sich ausdrückt, durch den Eingriff am Receptor »getäuscht«. »Wenn ich einem Insekt ein Auge mit einem undurchsichtigen Lack zuklebe, so täusche ich ihm die Dunkelheit der einen Hälfte seines Gesichtsfeldes vor. Nehme ich nun an, daß das Insekt seine Bewegungen nach seinem Willen leitet, so werde ich trotzdem erwarten müssen, daß es, wenn es ins Dunkle will, nach der dunklen Seite fortwährend abweicht. Die Bedingung hierfür ist nur, daß ihm die erforderliche Einsicht dafür fehlt, daß die Dunkelheit nicht reell gegeben ist, sondern an seinem eigenen Körper haftet« (v. Buddenbrock 1931).

Im Dunklen verhielten sich einseitig geblendete Bienen wie normale Tiere, d. h. sie erzeugten unregelmäßige, bald nach rechts, bald nach links abweichende Spurbilder. Eine tactile Beeinflussung durch die Blendkappe war nicht festzustellen: Abweichungen nach der geblendeten wie nach der sehenden Seite waren gleich häufig.

### d) Tiere mit einseitig verkürzten Beinen.

Verkürzte ich Bienen in der früher geschilderten Weise die Beine der einen Körperseite, so war die intakte Beinseite des Tieres mechanisch bevorzugt: die tarsenlosen Beine fanden auf der Unterlage kaum Widerstand. Beim ziellosen Lauf kam diese mechanische Komponente deutlich zur Auswirkung. Demzufolge pflegten derartig an den Effectoren operierte Bienen bei Oberbeleuchtung und im Dunkeln eine nach der intakten Körperseite gewundene Spiralkurve zu produzieren; doch konnten die Bahnen auch auf gewisse Strecken geradlinig verlaufen (Abb. 4). Vereinzelt kamen sogar Bogen nach der operierten Körperseite hin vor.

Oben war gezeigt worden, daß die Laufspur der C-Bienen, bei denen der Gang durch Eingriff an centraler Stelle abgeändert worden war. im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung eine regelmäßigere Spiralbahn darstellte; Abweichungen hiervon wurden kaum beobachtet. Die charakteristische Laufkurve kam hier durch die vom geschädigten Centralnervensystem veranlaßte Neuordnung der Gangweise zustande.

Bei den an den Effectoren operierten Tieren ist das Centralnervensystem unbeschädigt geblieben. Der Eingriff liegt hier peripher, und entsprechend sind die durch die Operation hervorgerufenen Besonderheiten der Locomotion sekundärer Natur. »Das Primäre ist das Streben des Tieres zum Licht. Die Beinbewegungen sind die Mittel hierzu« (v. Buddenbrock 1931).

Die geringere Bedeutung dieses peripheren Eingriffs äußerte sich deutlich im Verhalten meiner Versuchstiere. Es gelang ihnen, den relativ leichten Eingriff weitgehend zu kompensieren, was auch in dem stellenweise geraden Verlauf der bei Oberlicht und im Dunkeln produzierten Laufspur zum Ausdruck kommt. -- Falls bei Erscheinen eines horizontal wirkenden Lichtes die nötige intracentrale Disponiertheit

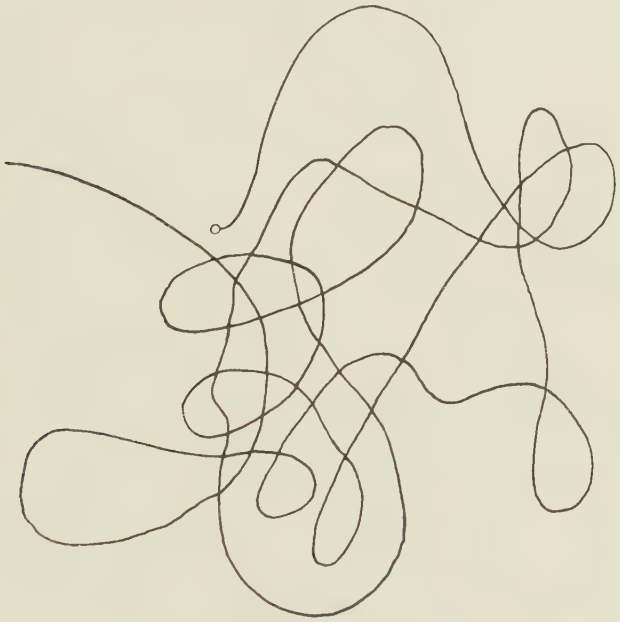

Abb. 4. Biene mit rechtsseitig verkürzten Beinen. Dunkelspur.

zu photopositiver Reaktion vorhanden war, ging das Tier mit verkürzten Beinen sofort zum zielgerichteten Lauf über. Der gerichtete Lauf zum Licht kam so zustande, daß das Tier, mit der unbeschädigten Körperseite voraus, sich sozusagen zum Lichte zog. Auch die operierte Beinseite paßte sich mit ihren Bewegungen dieser neuen Situation an: die Gesamtfunktion des Tieres wurde in den Dienst des zielgerichteten Laufs gestellt.

## IV. Verhalten der Bienen gegen Standreiz im

### 1. Einlichtversuch.

Zur weiteren Analyse der durch Lichtreize bedingten locomotorischen Reaktionen wurde das Verhalten der Bienen gegen horizontal wirkendes Licht untersucht. Zunächst wurde dem Versuchstier nur eine Lampe (40 Watt, Mattglas) dargeboten. Die Bienen wurden in ver-

schiedenen Entfernungen von der Lampe freigelassen. Protokolliert wurde in den folgenden Versuchen nur der Weg vom Moment des Startens bis zur Erreichung des Zieles. Wurde der Lauf über ein Licht hinaus weiter verfolgt, so brannten die Lampen in mit Wasser gefüllten Bechergläsern.

**a) Normale Tiere.**

Über die Reaktionen normaler Bienen genügen wenige Worte. Die Tiere kamen von jedem Punkte des Versuchsfeldes aus geradlinig zum Licht. Die Starthaltung beeinflußte die Laufspur nicht. Das Tier drehte sich symmetrisch zum Licht und eilte dann geradlinig darauf zu (Abb. 5a).

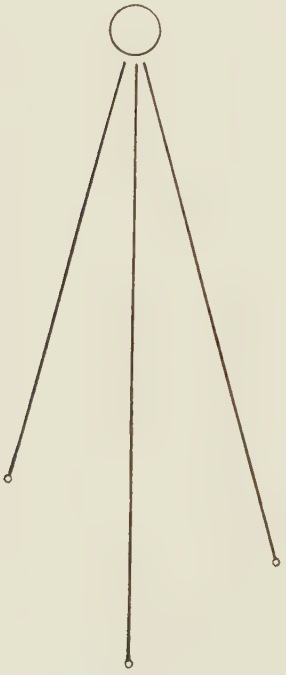

Abb. 5a. Erklärung siehe Seite 307.

Nach einer gewissen Anzahl von Läufen traten häufig Unregelmäßigkeiten auf; schließlich konnte es vorkommen, daß das Tier überhaupt nicht mehr auf das Licht reagierte, sondern beliebig im Versuchsfeld umherirrte. Während das Verhalten des Tieres sich in der beschriebenen Weise veränderte, waren selbstverständlich die äußeren Versuchsbedingungen genau die gleichen geblieben. Zur Erklärung bleibt also nur die Annahme, daß die Disponiertheit des Versuchstieres sich im Zusammenhang mit den mehrfach hintereinander ausgeführten Läufen geändert hatte. Das Umschlagen der Verhaltensweise eines Tieres wird damit zu einer intracentralen Angelegenheit erhoben; oder mit anderen Worten, das Centralnervensystem spielte hier die entscheidende Rolle, was bei derartigen Untersuchungen bisher nicht genügend beachtet worden ist.

Hin und wieder fanden sich auch Tiere, die von vornherein nicht auf den Lichtreiz reagierten (Abb. 5b). Aber auch solche Tiere vermochten eventuell nach einiger Zeit zum zielgerichteten Lauf überzugehen. Endlich sei noch erwähnt, daß die Disponiertheit mancher Versuchstiere in bunter Folge zwischen photopositivem Lauf und reizindifferentem Verhalten hin- und herschwankte (Abb. 5c) (vgl. auch Minnich 1919).

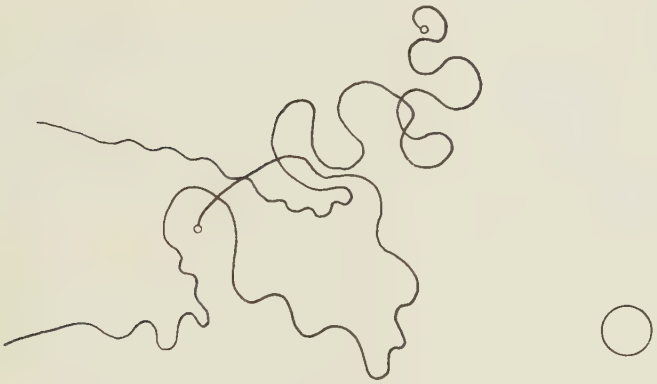

Abb. 5b.

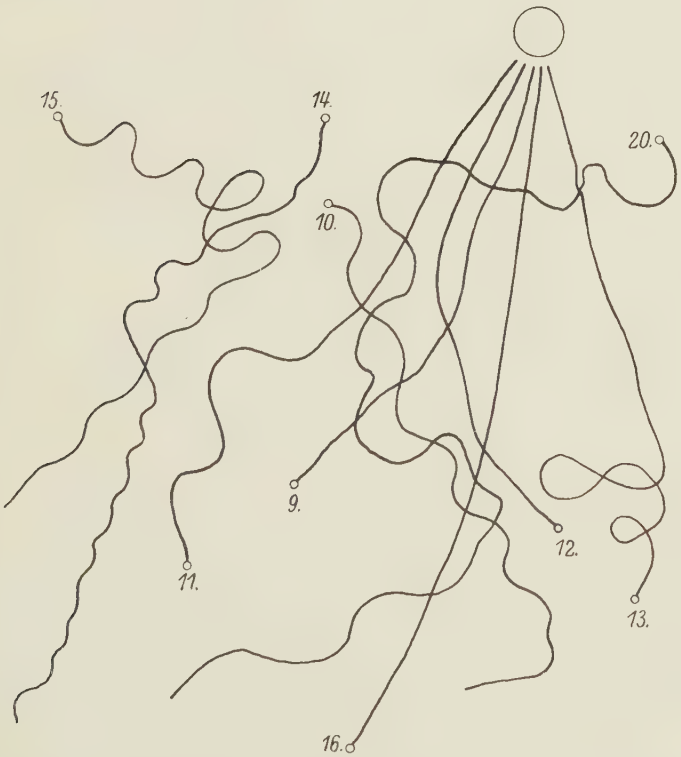


Abb. 5c.

Abb. 5a. Biene zum photopositiven Lauf disponiert, b) Biene zum unorientierten Lauf disponiert, c) Biene intracentral labil: Die Läufe sind nach ihrer Folge im Versuch nummeriert. Um das Bild nicht zu verwirren, sind einzelne Läufe fortgelassen.

### b) C-Tiere.

Tiere mit einseitig durchschnittener Commissur befinden sich, wie oben ausgeführt wurde, in einer Zwangshaltung. Interessant erscheint nun die oben schon gestreifte Frage nach dem Verhalten solcher Tiere horizontal wirkendem Licht gegenüber. Bei optisch reizfreiem Horizont konnte, wie bereits erwähnt, das funktionelle Übergewicht der Zugseite zur Auswirkung kommen: Das Ergebnis waren Spiralbahnen nach der intakten Seite.

Horizontal einwirkendem Licht gegenüber vermochte das Tier die durch den Eingriff am Centralnervensystem bedingte Schräglage des Körpers zwar nicht zu kompensieren, im übrigen aber verhielt es sich durchaus situationsgemäß und strebte in schräger Körperhaltung auf dem kürzesten Weg zum Licht, indem die intakte Seite zog, die andere schob. Es ist dies um so bemerkenswerter, als ja die Belichtung der beiden Augen — durch die Schräglage des Körpers bedingt — eine völlig verschiedene war: das Auge der Zugseite wurde voll vom Licht getroffen; das Auge der vom Licht abgewandten Schubseite wurde bloß in seiner vorderen Hälfte beleuchtet, während der hintere Teil des Auges beschattet war.

Trotz der dem Tierkörper durch das operierte Centralnervensystem aufgezwungenen Zwangshaltung ergibt sich eine durchaus einheitliche Tätigkeit, die bei situationsgemäßer Verwendung der Extremitäten ein geradliniges Erreichen des Zieles ermöglicht.

Die Startorientierung war ohne Einfluß auf einen solchen gerichteten Lauf: Nachdem die der Zwangshaltung adäquate Stellung zum Licht eingenommen worden war, begann das Tier seinen Lauf.

### c) Einseitig geblendete Tiere.

Bei einseitiger Blendung sonst normaler Tiere ließen sich formal drei Reaktionstypen unterscheiden: der Lauf in Spiralkurven, der Bogenlauf und der gerade gerichtete Lauf (Abb. 6). Diese drei Reaktionsmöglichkeiten bestanden nicht als streng unterschiedene Schemata nebeneinander, sondern es gab zwischen ihnen alle möglichen Übergänge. Auch hatte das Versuchstier die Möglichkeit, je nach seinem intracentralen Zustande während aufeinanderfolgender Läufe sich bald nach dem einen, bald nach dem anderen Typ zu verhalten. Zuweilen kam es auch vor, daß während eines Laufes das Tier von einem Locomotionstyp zum anderen überging. Es begann beispielsweise vom Start an einen Lauf in Spiralbahnen, um plötzlich ohne jede Änderung in der äußeren Umgebung zum gerade gerichteten Lauf überzugehen.

Bald findet das Tier also trotz der Asymmetrie seines Photorezeptorensystems geradlinig den Weg zum Licht, bald wird es »getäuscht« (v. Buddenbrock 1931), d. h. bald gelingt es ihm, die Wirkung der einseitigen Blendung »intracentral auszuschalten« (Alverdes 1930), und bald gelingt ihm diese Regulierung nicht.

Der Lauf auf einer tangential zum Licht führenden Spirale fand sich besonders häufig und ausgeprägt in der ersten Zeit nach vorgenom-

Abb. 6. Biene rechts geblendet: Umgewöhnung vom Spiral- zum Bogenlauf.

mener Blendung. — Das Versuchstier befindet sich dann plötzlich einer neuartigen Situation gegenüber, in der es durch die einseitige Blendung zunächst einer weitgehenden »Täuschung« unterliegt. Das Tier vermag daher das Licht nicht geradlinig zu finden; es irrt nach der sehenden Seite ab, korrigiert sich durch eine Schleife, läßt sich wieder täuschen, irrt ab, korrigiert sich usw. Aus dem Grad der intracentralen Desorientiertheit über die Situation erklärt sich die Zahl der Spiralschleifen, die ich Korrekturschleifen nenne. Die Biene weicht also, durch den Eingriff am Auge getäuscht, ein Stück weit nach der sehen-

den Seite ab. Dadurch wird ihr Verhalten der Situation inadäquat. Sie korrigiert sich durch den Schleifenlauf. Der erste Teil der Korrekturschleife ist dabei der Reizlage noch völlig inadäquat, denn er führt das Tier vom Lichte fort. Im weiteren Verlauf der Drehung erreicht das Tier eine dem Reiz adäquate Korrektur. Die nächste Schleife und alle folgenden bedeuten eine Wiederholung des eben beschriebenen Verhaltens. Auf diese Weise erkläre ich den Spirallauf und sein tangentiales Hinführen zum Licht. Läge in den häufig auftretenden Schleifen keine Korrektur, so wäre nicht zu erklären, warum das Tier im Endeffekt immer zum Licht gelangt.

Bei längerer Beobachtung eines Tieres fand ich eine allmähliche Anpassung an die Situation. Beim Lauf zum Licht wurden die Korrekturschleifen seltener und fielen schließlich ganz aus. Das geblendete Tier unterschied sich dann bei seinem Lauf vom normalen Tier nur noch durch eine leichte Abweichung nach der sehenden Seite. Auch diese Abweichung konnte nach und nach verschwinden. Das Versuchstier hat sich vollkommen an die ihm aufgezwungene Asymmetrie seiner Photoreceptoren gewöhnt. Diese Gewöhnung ermöglicht der Biene ein in jeder Hinsicht der Situation adäquates Verhalten. Über die Zeit, in der solche Gewöhnung eintreten konnte, läßt sich nichts allgemein Gültiges sagen, da die individuellen Verschiedenheiten der Versuchstiere die für die Gewöhnung beanspruchte Zeit wesentlich bestimmten.

Minnich (1919) beobachtete ebenfalls, daß bei einseitiger Blendung der Bienen die Kreisbahnen nach der sehenden Seite im Laufe der Zeit zugunsten einer geradlinigen Bewegung an Zahl abnehmen konnten. Clark (1928) fand bei *Notonecta*, daß schon beim ersten Versuch eine geradlinige Bewegung zum Licht stattfand, wenn das Tier vorher längere Zeit gefesselt dem Licht ausgesetzt worden war. Den gleichen Erfolg vermochte ich bei Bienen nicht zu erzielen, denn einen Unterschied Tieren gegenüber, die nicht auf diese Weise vorbehandelt waren, konnte ich nicht konstatieren. Eine Gewöhnung kann bei Bienen also bloß stattfinden, wenn das Versuchstier Gelegenheit findet, sich aktiv fortzubewegen.

Allerdings nicht bei allen meinen Versuchstieren vollzog sich der Gewöhnungsvorgang in der beschriebenen Weise. Manche Tiere konnten auch, wenn sie schon viele geradlinige Läufe hinter sich hatten, plötzlich einige Spiralkurven laufen, um dann in bunter Reihenfolge mit den verschiedenen Lauftypen abzuwechseln. Sie verfallen also, um mit v. Buddenbrock zu sprechen, zwischendurch immer wieder einmal einer »Täuschung«.

Brachte ich die Bienen, die das Ziel bereits mehrfach auf gerader Bahn erreicht hatten, längere Zeit in eine Dunkelkammer, so stellten beim nächsten Versuch die ersten Läufe gewöhnlich wieder Spiralkurven dar. Häufig kamen aber dann die Tiere schneller, d. h. nach weniger zahlreichen Läufen, wieder zum gerade gerichteten Lauf.

Kamen einseitig geblendete Bienen, ehe sie das Licht erreicht hatten, zur Ruhe, so nahmen sie gewöhnlich dem Licht gegenüber eine beliebige Lage ein. In einigen wenigen Fällen zeigte es sich nun, daß die Tiere

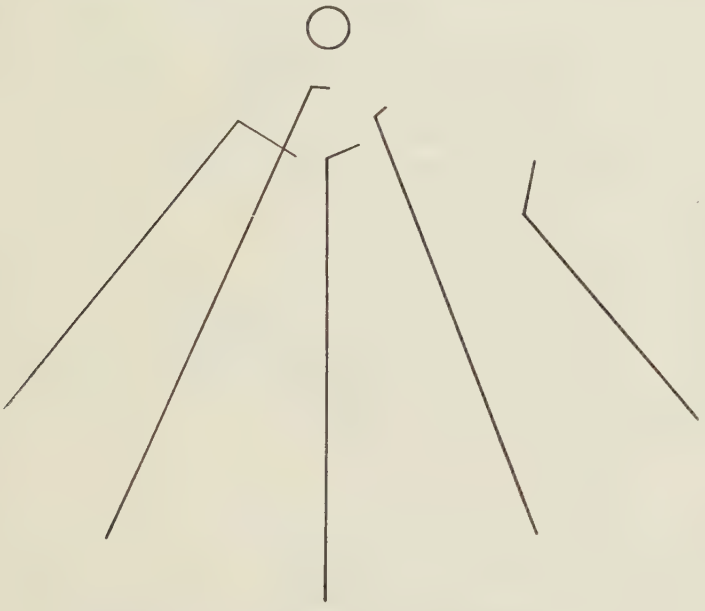

Abb. 7. Biene rechts geblendet: Das Tier stellt sich in der Ruhelage parallel zum Licht ein, mit dem sehenden Auge diesem zugewandt.

den Lauf nicht einfach sistierten und in der beim Aufhören innegehabten Körperhaltung stehenblieben; sie drehten sich vielmehr in einer scharfen Wendung tangential mit der sehenden Seite zum Licht (Abb. 7). Eine Einstellung zu den von der Lampe ausgehenden Wärmestrahlen kam nicht in Frage, denn die Lampe brannte hinter einer Kühlküvette. Ich komme später (S. 346) auf diese eigenartige Einstellung zum Licht nach vollendetem Lauf noch zurück.

Um das Verhalten einseitig geblendeter Bienen bei Belichtung von oben her zu studieren, wurde folgende Versuchsanordnung getroffen: eine 40-Watt-Mattglaslampe brannte 4 cm über der Versuchsfläche in einem mit Wasser gefüllten Becherglase vom Durchmesser 12 cm. Das

letztere war seitlich mit schwarzem lichtdichten Papier beklebt, so daß nur eine kleine kreisförmige Stelle des Versuchsfeldes unter der Lampe beleuchtet war.

Die Versuchstiere liefen längere oder kürzere Zeit unter der Lampe in beliebigen Spiralen nach der sehenden Seite. Gelegentlich wurden auch Exkursionen ins Dunkle gemacht. Der Versuch endete gewöhnlich nach einiger Zeit damit, daß das Tier den Lichtkreis verließ und in beliebger Laufkurve im Versuchsfeld umherirrte: Im Zusammenhang mit der Ergiebnislosigkeit des Umherlaufens unter der Lampe klingt offenbar die Photopositivität ab und macht der Tendenz zu einem sonstigen Suchlauf Platz.

Gegen die von mir angewandte Methode der Protokollierung der Läufe könnte bei einseitig geblendeten Bienen folgender Einwand erhoben werden: Bei seinem Schleifenlauf muß das Versuchstier über die früher markierte Spur laufen. Es wäre also möglich, daß es dadurch in seiner Reaktion beeinflußt würde, denn die homogene Lauffläche ist durch den dunklen Bleistiftstrich unterbrochen. Zur Kontrolle setzte ich daher eine Versuchsserie an, in der ich mit sympathetischer Tinte ($CoCl_2 + 6\,H_2O$) protokollierte. Die Chlorürlösung trocknete sofort auf der etwas rauhen Lauffläche. Nach Beendigung des Versuchs wurde die Laufspur durch Erwärmen des Papiers auf 50—60° sichtbar gemacht. Es ergaben sich dieselben Spuren wie nach der sonst angewandten Methode der Protokollführung.

### d) Einseitig geblendete C-Tiere.

Bei im übrigen normalen Tieren war es prinzipiell gleichgültig, ob das linke oder das rechte Auge geblendet wurde, da beide Augen einander gleichwertig sind. Bei einseitig an der Commissur operierten Bienen besteht dagegen in ungleicher Weise die Möglichkeit, von einer Lichtquelle her Reize zu perzipieren: denn durch die Schräglage des Körpers bedingt, wird das auf der Zugseite liegende Auge in weiterem Umfange vom Licht getroffen als das Auge der Schubseite. Es fragt sich, ob diese verschiedene Beanspruchung der Augen bei einseitiger Blendung im Verhalten der Tiere sich geltend macht. Ferner könnte hier vielleicht jener Faktor, der im Dunkelversuch einseitig operierte Bienen in Kreisbahnen nach der Zugseite führte, irgendwie von Bedeutung werden, denn das Ziel als solches verliert ja durch die mangelnde Orientiertheit über die Situation, der ein geblendetes Tier unterliegen kann, an eindeutiger Wirkung.

Von vornherein erschien es als der leichtere Eingriff, wenn das Auge der Schubseite geblendet wurde; denn dieses ist dem anderen gegen-

über bezüglich der Perception der als Ziel dienenden Lichtquelle sowieso benachteiligt. In der Tat zeigte ein derartig geblendetes Tier ein Verhalten, das dem normaler, einseitig geblendeter Bienen durchaus vergleichbar ist. Es lief in schräger Körperhaltung in tangentialen Spiralen zum Licht. Gewöhnung an den Bogenlauf konnte eintreten. Gerade gerichtete Spurbilder waren dagegen äußerst selten. Am häufigsten wurde der Gang in Spiralen beobachtet. Diese Häufigkeit der Spiralbahnen sowie die Seltenheit des geraden Laufes erkläre ich durch das Zusammenwirken der funktionellen Begünstigung der Zugseite und des Einflusses der Blendwirkung.

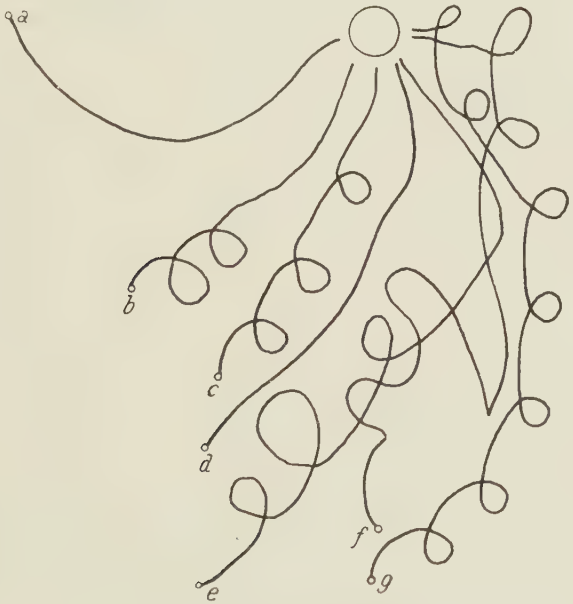


Abb. 8. R.C-Biene links geblendet, verschiedene Lauftypen.

Komplizierter lagen die Verhältnisse, wenn man das Auge der Zugseite blendete. Die Protokolle solcher Bienen zeigten als typisches Spurbild den Bogenlauf mit wenigen Schleifen nach der sehenden Seite (Abb. 8b, c, a). Die beiden Faktoren: Blendung und Operation wirken hier gegeneinander. So erklärt es sich wohl, daß eine relativ normale Erreichung der Reizquelle durch das Gegeneinanderwirken beider Faktoren begünstigt wird. Seltener fand ich, daß das Tier durch einen der Faktoren zur Spiralbahn veranlaßt wurde; ganz selten war z. B. der Spirallauf nach der geblendeten Zugseite (Abb. 8e). Diese Kurve führte in einer tangentialen Abweichung nach der sehenden Seite zum

Licht; dabei traten noch Spiralschleifen nach der geblendeten Zugseite auf. — Häufiger waren Spiralbahnen zur sehenden Schubseite (Abb. 8g). Auch sie führten in tangentialem Bogen zum Licht. Gelegentlich traten auch Interferenzkurven auf (Abb. 8f), indem das Tier bald nach der Zugseite und bald nach der sehenden Seite abwich.

### e) Partiell geblendete Tiere.

Unter »partieller« Blendung verstehe ich einen Eingriff, bei dem nur ein Teil der zu einem Auge gehörenden Ommatidien durch Überstreichen außer Funktion gesetzt wird. Eine solche Blendung läßt sich bei der großen Zahl der Ommatidien nie so exakt vornehmen, daß man genau angeben könnte, wieviel der Ommatidien von der Blendung be-

Abb. 9. Schema der verschiedenen partiellen Blendungen.

troffen sind. Im folgenden kam es aber nur auf die Feststellung an, inwieweit überhaupt Bienen durch partielle Blendung »getäuscht« werden können; der Eingriff wurde in der Weise vorgenommen, daß in allen Fällen mit Sicherheit die Hälfte des Auges geblendet war. Bei der partiellen Blendung wurden sehr verschiedene Möglichkeiten in Betracht gezogen (vgl. die Schemata Abb. 9).

Im allgemeinen fanden die auf beiden Augen oder auf einem Auge partiell geblendeten Tiere geradlinig zum Licht. Welche Teile beider Augen dabei von der Blendung betroffen waren, war gleichgültig. Selbst wenn fast das ganze Auge geblendet und nur noch ein schmaler Bezirk frei war, reagierte das Tier meist normal. Gelegentlich kamen auch Abweichungen oder Spiralläufe nach der Seite vor, die am wenigsten von der Blendung betroffen war. War ein Auge total geblendet, das andere partiell, so traten häufig Abweichungen nach der sehenden Seite ein, und zwar entweder Spirallauf oder Bogenlauf; nur gelegentlich kam auch

ein gerade gerichteter Lauf zustande. Die Tiere gelangen hier offenbar schwerer zu einer intracentralen Orientiertheit über die Situation. Es ist dies ja auch leicht einzusehen, da die Blendung und damit die »Täuschung«, der das Tier unterliegen muß, weitergehend ist als bei bloß einseitigem Eingriff an den Lichtreceptoren.

Beim Lauf drehten die Tiere, denen ein Auge total, das andere vorn partiell geblendet war, ihren Körper manchmal ruckartig nach der sehenden Seite, so daß das sehende Stück des Auges einen Augenblick voll vom Licht getroffen wurde.

### f) Partiell geblendete C-Tiere.

Eine weitere Möglichkeit, die Versuche zu variieren, bot die Heranziehung der C-Tiere. Das Auge der Schubseite wird beim Lauf der Biene zum Licht nur auf seiner vorderen Seite voll beleuchtet. Es läßt sich also auf seiner vorderen Seite so blenden, daß die hintere intakte Hälfte des Auges direkt vom Lichtstrahl nicht mehr getroffen wird. Dieser Zustand hat bei der vom Tier eingenommenen Zwangshaltung Ähnlichkeit mit dem bei völliger Blendung dieses Auges herrschenden.

Das Versuchstier lief auch zunächst wie eine einseitig total auf der Schubseite geblendete Biene in einer Spiralbahn nach der intakten Seite zum Licht. Aber von Kurve zu Kurve nahm die Anzahl der Korrekturschleifen ab; denn während der Ausführung der Schleifen kam jedesmal ein Moment, wo der sehende Teil des partiell geblendeten Auges belichtet wurde. Dieser Umstand verhilft dem Tier offenbar zu einer schnelleren Orientiertheit über die Situation, und somit kommt es innerhalb einer geringen Anzahl von Läufen zur geraden, gerichteten Spurkurve (Abb. 10).

Startete das Tier vom Licht abgewandt, so drehte es sich einige Male nach der ungeblendeten Seite im Kreise, ehe es zum gerichteten Lauf überging: es muß zunächst die Orientiertheit über die Situation erlangen, ehe es entsprechend reagieren kann.

Das Verhalten der Bienen bei der geschilderten Art der Blendung rechtfertigt vielleicht noch stärker als die voraufgehenden Versuche unsere Auffassung über die Rolle der intracentralen »Täuschung« und »Gewöhnung« bei Eingriffen an den Photoreceptoren. Die partielle Blendung ist weniger umfangreich und darum von geringerem Einfluß als eine totale Blendung des auf der Schubseite gelegenen Auges. Der intakte Teil des letzteren wird bei den Korrekturschleifen eine Zeitlang vom direkten Licht getroffen, während er sonst nur das von der Lauffläche reflektierte Licht perzipiert. — So benutzt das Tier schon nach

kurzer Zeit wieder beide Augen zu seiner Orientierung, nachdem es gelernt hat, welch ungleicher Wert den durch sie vermittelten Sinnesdaten zukommt.

Unterbrach ich nach stattgefundener Gewöhnung eines Versuchstieres das Experiment, indem ich die Biene 1—2 Stunden ins Dunkel

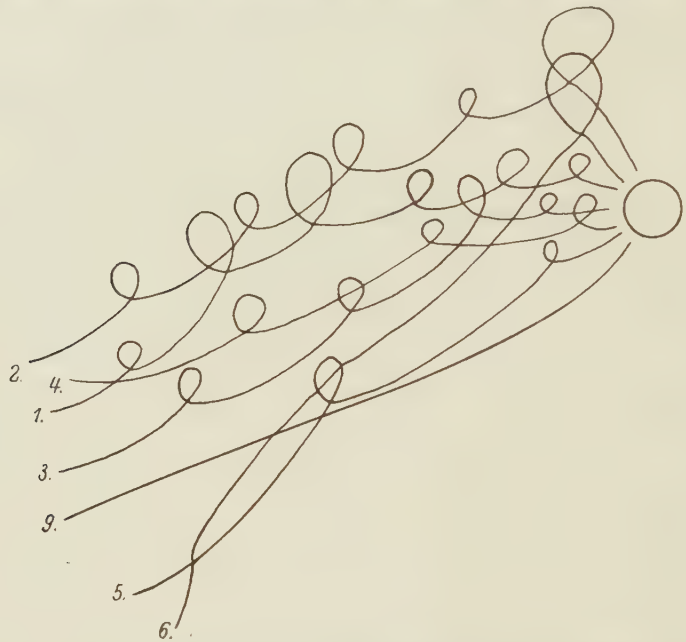


Abb. 10. R.C-Biene: Der vordere Teil des rechten Auges ist verklebt. Die Läufe sind nach ihrer Aufeinanderfolge bezeichnet.

stellte, so mußte beim nächsten Versuch das Tier genau in der vorher geschilderten Weise wieder innerhalb von acht bis zwölf Läufen eine intracentrale Orientiertheit über die Situation gewinnen.

### 2. Standreize im Zweilichtversuch.

Der Zweilichtversuch läßt sich insofern variieren, als man die Tiere in verschiedenen Abständen von den als Reizen gebotenen Lampen starten lassen kann, und zwar gleich weit oder verschieden weit von den beiden Lampen entfernt; damit hat man gleichzeitig eine Veränderung des Winkels, den die Verbindungslinien des Startpunktes mit den Lichtern bilden, erreicht.

Die 40-Watt-Lampen besaßen einen Abstand von 35 cm voneinander. Der Startpunkt wurde zunächst so gewählt, daß er gleich weit von beiden Reizquellen entfernt war. Die Entfernung wurde zwischen 20—50 cm variiert.

**a) Normale Tiere.**

Meist lief die Biene, wenn sie freigelassen wurde, in gerader Richtung zu einer der beiden Lampen. Sie erreichte dabei ebensooft die rechte wie die linke Lampe. Wenn im Zweilichtversuch das photopositive Tier die eine Reizquelle völlig unbeachtet läßt, so ist nach der Ausdrucksweise von ALVERDES (1930) dieselbe für das Tier »intracentral ausgeschaltet«.

Gelegentlich vermochte ein Tier, das bereits mehrfach die Lichtquelle geradlinig erreicht hatte, plötzlich bei Ausführung des nächsten Laufes eine Zeitlang zwischen den beiden dargebotenen Zielen intracentral zu schwanken; dies fand seinen Ausdruck in einer Zickzackkurve. Bei diesem Hin und Her vermochte sich die Biene schließlich sowohl für die ihr zuletzt nähere als auch für die entferntere Lichtquelle zu entscheiden. »Der physikalisch schwächere Reiz erwies sich im letzteren Falle als der physiologisch oder tierpsychologisch stärkere« (ALVERDES 1930).

In manchen Fällen schob das Tier auch die Entscheidung in anderer Weise hinaus: Es lief zunächst ein Stück auf der Mittelsenkrechten, ehe es sich endgültig für eine Reizquelle entschied. In einigen Versuchen schwenkten Tiere, die sich von vornherein für eine Lichtquelle entschieden hatten, wenn sie ihr Ziel fast schon erreicht hatten, noch zur anderen Lampe ab. Sie vermochten also trotz der größeren Intensität eines Lichtes (Verhältnis der Intensitäten 1 : 50 bis 1 : 500) sich für das schwächere zu entscheiden. Selbst wenn die Biene ein Licht schon erreicht hatte, lief sie manchmal noch zum anderen Licht. Die Starthaltung spielte hierbei keine Rolle. Die Biene konnte von jeder Ausgangslage aus sowohl nach der einen wie nach der anderen Lampe laufen.

Wurde der Startpunkt beliebig so gewählt, daß er verschiedene Entfernung von beiden Lampen hatte, so kam das Tier durchschnittlich häufiger zur näheren Lampe; es vermochte aber auch die andere zu erreichen; ebenso traten häufig Zickzackkurven auf. Besonders zu Beginn eines Laufes war dieses sich in Zickzackbahnen ausdrückende intracentrale Schwanken häufig. Letzteres verdient insofern Beachtung, als dadurch wieder deutlich gezeigt wird, daß ein Versuchstier von der Intensität der Reize weitgehend absehen kann.

Experimentierte ich mit einer der früher beschriebenen Bienen, die auch in intaktem Zustand Tendenzen zum Abweichen nach einer Körperseite zeigten, so erreichte z. B. das Tier mit Tendenz zur rechtssinnigen Abweichung fast immer die Lampe auf seiner rechten Seite. Es suchte diese Lampe häufig auch dann auf, wenn sein Weg dabei nahe

an dem anderen Licht vorüberführte. Dieses Verhalten überrascht in keiner Weise, nachdem wir durch die Untersuchungen von ALVERDES (1930) wissen, daß Krebse (*Eupagurus* und *Carcinus*) sogar serienweise zu einem bestimmten Reizspender eilen können, ebenfalls nahe an einem zweiten vorbei.

Das beschriebene Verhalten der Bienen steht auch in vollem Einklang mit den Ergebnissen meiner Versuche im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung.

**b) C-Tiere.**

Für Tiere, die an der Commissur operiert sind, die sich also in asymmetrischer Zwangshaltung zum Lichte bewegen, ergab sich auch im Zweilichtversuch eine besondere Fragestellung. Wurde die C-Biene in beliebiger Körperhaltung am Startplatz losgelassen, so kam das Tier etwa gleich oft zum einen wie zum anderen Licht (Abb. 11 gestrichelt).

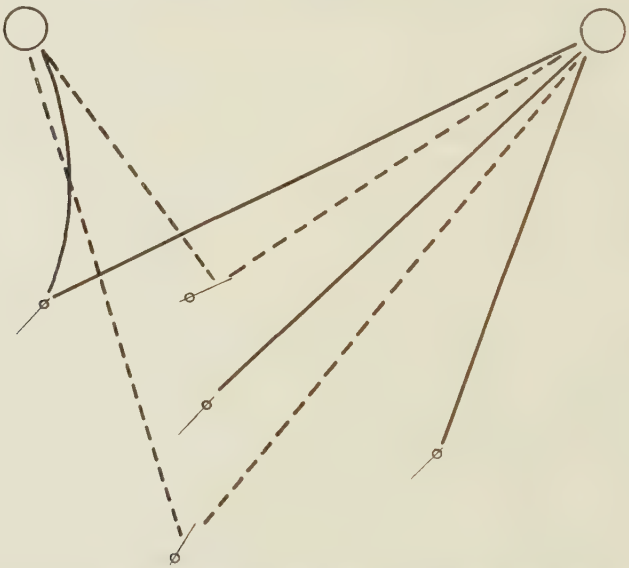

Abb. 11. R.C-Biene im Zweilichtversuch: Wenn die Tiere am Start bereits den vollen Anblick des einen Lichtes haben, laufen sie zu diesem hin. Bei sonstiger Starthaltung können sie zu beiden Lichtern gelangen (gestrichelte Linie).

Orientierte ich aber eine C-Biene von vornherein am Startplatz so, daß sie sofort die adäquate Laufhaltung zum rechts befindlichen Licht hatte, so lief sie auch zunächst zu dieser Lampe hin (Abb. 11). Die beiden Reizquellen besaßen also, rein quantitativ betrachtet, verschiedenen Reizwert für das Tier. Sie wirkten auf ganz verschiedene Orte des Photoreceptorensystems ein. Während die Biene das rechte Licht

fast symmetrisch mit beiden Augen anblickte, wurde von dem anderen Licht aus nur ein Auge voll beleuchtet. In der Tat zeigten die Versuche, wie gesagt, daß operierte Tiere unter den angegebenen Voraussetzungen in der Mehrzahl der Fälle zu dem Lichte kamen, dessen vollen Anblick sie von vornherein hatten. In geringerer Zahl kamen daneben auch Läufe zum anderen Licht vor, ebenso wie Läufe auf der Mittelsenkrechten oder in Zickzackkurven.

Die Erklärung scheint mir darin zu suchen zu sein, daß das Tier in ersterem Falle weitgehende Entscheidungsmöglichkeiten zwischen beiden Lichtern hat. In den zuletzt geschilderten Versuchen hatten die Bienen schon die Körperlage, die dem Lauf zu einem bestimmten Licht adäquat war. Dieses Licht war außerdem durch den vollen Anblick begünstigt. — Im ersten Falle mußte die adäquate Haltung zum Lauf nach einem der beiden Lichter erst eingenommen werden. Es konnte also eine Entscheidung zwischen den beiden gleichartigen Reizquellen getroffen werden. Die Möglichkeiten, zwischen beiden Reizquellen zu wählen, ist im ersten Falle also zweifellos größer als im zweiten, da dann von vornherein kein Reiz dem anderen gegenüber begünstigt ist; außerdem ist nicht ohne weiteres gesagt, nach welcher Seite sich die Biene in die Laufhaltung zum Licht drehen wird.

Auch bei beliebiger Laufhaltung herrschte der gerade gerichtete Lauf nach einer Lichtquelle vor; die anderen, früher geschilderten Lauftypen des Zweilichtversuchs waren seltener.

Der Zweilichtversuch allein gibt noch keinen klaren Aufschluß über den Wert des vorhin erwähnten »vollen Anblicks«. Es wird auf ihn in einem späteren Abschnitt noch zurückzukommen sein.

### c) Einseitig geblendete Tiere.

Im Zweilichtversuch kamen einseitig geblendete Tiere fast immer zum Licht, das auf der sehenden Seite lag. Sie erreichten dieses Ziel entweder in Spiralbahnen oder im Bogenlauf oder in gerade gerichtetem Lauf. Der Startpunkt konnte dabei beliebig verschoben werden, selbst fast bis an die andere Lichtquelle heran oder in der Weise, daß das Versuchstier an diesem Licht vorbeilaufen mußte (Abb. 14).

Zur Klärung der Frage, ob die Individuen sich von vornherein nach dem Licht, zu dem sie im Endeffekt kamen, orientierten, oder ob das andere Licht, zu dem kaum eine Laufspur führte, bei der Orientierung auch eine Rolle spielte, wurde folgendes Experiment gemacht: Das Licht, an dem regelmäßig die Bahn des Tieres endete, wurde aus dem Versuchsfeld entfernt; die Bienen konnten sich jetzt bloß noch

nach den von ihnen im Zweilichtversuch nicht aufgesuchten Licht orientieren. Die in diesem Einlichtversuch erhaltenen Laufspuren wurden mit denen des Zweilichtversuchs verglichen. Es stellte sich heraus, daß die Bienen in weiter tangentialer Spiralbahn, die sie ganz in der Nähe des Ortes, an dem sonst das zweite Licht gestanden hatte, vorbeiführte, zu dem einen nur noch vorhandenen Licht kamen (Abb. 12). Die erste Hälfte der Kurven deckt sich genau mit dem ersten Teil der Spurkurven im Zweilichtversuch. Ein Teil der Tiere, deren Spurbilder gerade Linien waren, liefen sogar ungefähr bis zu der Stelle des früheren Lichtes, um dann erst auf mehr oder weniger großen Umwegen zu dem einen vor-

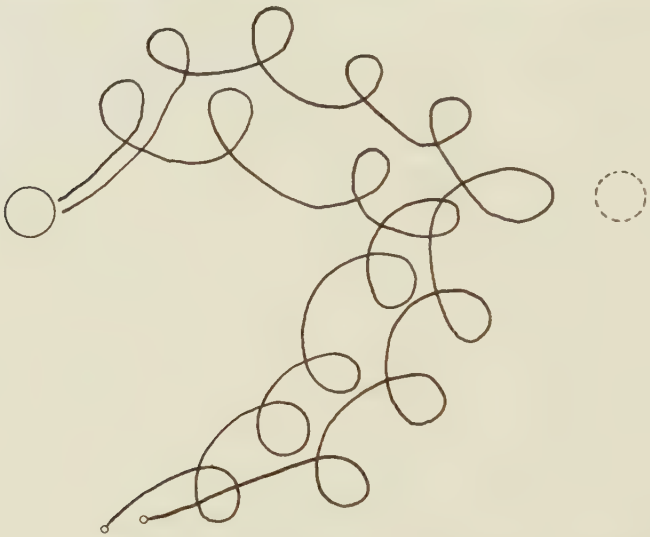

Abb. 12. Links geblendete Bienen im Einlichtversuch. Der punktierte Kreis gibt die Stelle an, an der sich im Zweilichtversuch die andere Lampe befand.

handenen Licht zu gelangen (Abb. 13). Aus den Versuchen, bei denen die bevorzugte Lichtquelle entfernt worden war, geht klar hervor, daß einseitig geblendete Bienen im Zweilichtversuch sich zunächst weitgehend nach der auf der geblendeten Seite liegenden Lichtquelle orientieren können. Die Täuschung, der sie bei ihren Läufen durch den Eingriff am Auge unterliegen, veranlaßt sie, nach der sehenden Seite abzuweichen. Ihre Bahn führt sie in die Nähe des zweiten Lichtes. Diese Reizquelle wird erst dann wirksam, wenn das Tier sich in ihrer unmittelbaren Nähe befindet, und wird dann plötzlich »Ziel« (Abb. 14). Das Licht, zu dem die Bienen in diesen Versuchen gelangen, lenkt also die Laufspuren der bisher nach der anderen Lichtquelle sich orientierenden Tiere im letzten Augenblick ab.

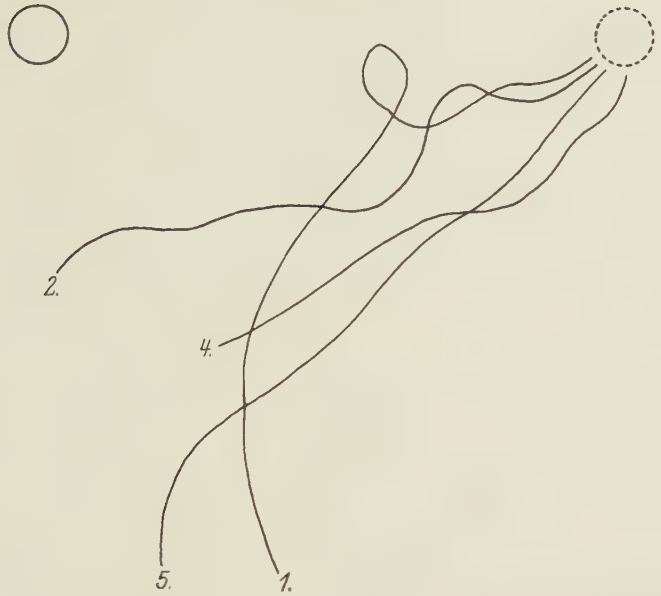


Abb. 13. Dasselbe Tier wie in Abb. 12 nach Gewöhnung an die Blendung. Der zweite Teil der Laufspuren, der das Tier zu der einzigen noch vorhandenen Lichtquelle hinführte, ist jedesmal fortgelassen.

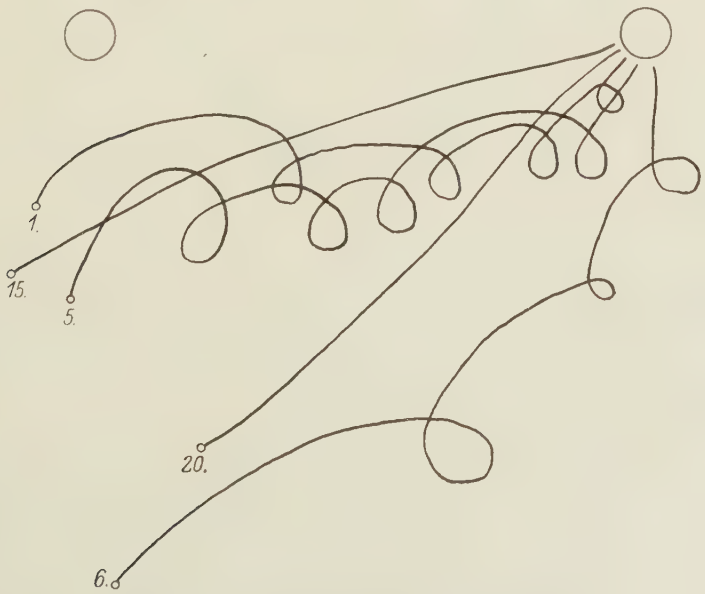


Abb. 14. Biene, links geblendet, im Zweilichtversuch.

### d) Einseitig geblendete C-Tiere.

Einseitig geblendete C-Bienen verhielten sich auch im Zweilichtversuch verschieden, je nachdem das Auge der Zug- oder Schubseite geblendet war. Der Eingriff an der Schubseite war der leichtere: Funktionelle Überlegenheit der Zugseite und Einfluß der sehenden Seite wirkten zusammen und führten das Tier bei beliebiger Starthaltung und beliebigem Startpunkt in allen Fällen zu dem Licht auf der sehenden Seite (Abb. 15). Die Tiere liefen fast ausschließlich in Spiralbahnen. Eine Gewöhnung zeigte sich durch das allmähliche Seltenerwerden der

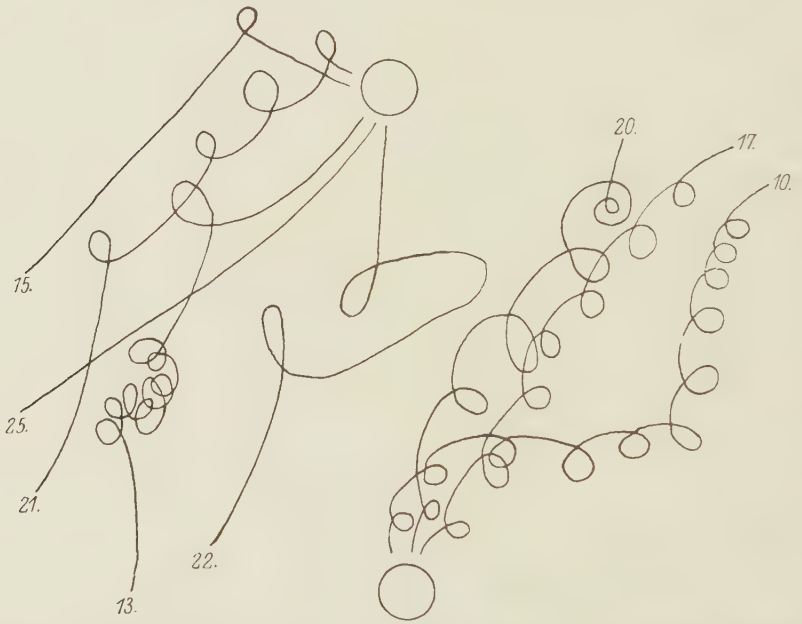


Abb. 15. R.C-Biene. Rechts geblendet. Sie bevorzugt das Licht, das auf der sehenden Seite liegt.

Korrekturschleifen bei aufeinander folgenden Läufen. Der Unterschied zum bloß einseitig geblendeten Tier besteht, da noch das funktionelle Übergewicht der Zugseite hinzukommt, im hundertprozentigen Lauf zum Licht auf der sehenden Seite.

Ein intracentrales Unorientiertsein über die Situation und ein Schwanken zwischen beiden Reizquellen drückte sich zuweilen zu Beginn des Laufes in Spiralbahnen unmittelbar nach dem Starten aus (Abb. 15, Spur 13 und 20). Man konnte diese Reaktion leicht hervorrufen, wenn man das Tier auf der Mitte der Verbindunglinie beider Lichter starten ließ. Die »Täuschung« der Biene ist in dieser Lage besonders stark, da

sie jedesmal nach Ausführung einer halben Spiralschleife eine bei der kurzen Entfernung sehr wirksame Reizquelle vor dem Auge hat.

Einen stark unorientierten Eindruck machten Tiere, denen das Auge der Zugseite geblendet war. Die beiden das Tier hauptsächlich beeinflussenden Faktoren: Überlegenheit der Zugseite und Blendung, wirkten einander entgegen. Die Biene beschrieb mit der ziehenden Seite voraus Spiralbahnen nach der sehenden Schubseite. Bei diesem Lauf erblickte sie bald das Licht rechts und bald das Licht links. Die

Abb. 16a. L.C-Biene rechts geblendet. Das Tier ist über die Situation intracentral unorientiert.

Orientierung über die Situation wurde unter diesen Bedingungen erschwert: das Versuchstier konnte häufig zu keiner Entscheidung kommen und verharrte in Spiraldrehungen fast auf derselben Stelle (Abb. 16a, Spur 8). Die Annäherung an eine Lichtquelle, die in sehr engen Spiralen erfolgen konnte, machte durchaus den Eindruck des Zufälligen (Abb. 16a, Spur 7). Zuweilen beobachtete ich, daß die Spiralbahnen sich von Lauf zu Lauf in die Länge zogen und daß die Korrekturschleifen schließlich weniger häufig wurden (Abb. 16a, Spur 10).

War das Versuchstier noch etwa gleichweit von beiden Lichtern entfernt, so führte es seine Spiralschleifen in ruhigem, stetigem Lauf aus; häufig blieb es auch stehen und machte Putzbewegungen. Näherte

sich die Biene nun zufällig mehr und mehr einer Lampe, so wurde die Spiraldrehung in einer ganz charakteristischen Weise ausgeführt: Den — auf das betreffende Licht bezogen — konvexen Teil der Spirale lief das Tier zögernd. Die ersten beiden Beine der geblendeten Zugseite machten häufig tastende Bewegungen, während das Tier sein Körpergewicht mehr auf die Schubseite legte. Bei diesem Lauf auf dem konvexen Teil der Schleife war das sehende Auge der Schubseite vom Lichte abgekehrt, das geblendete Auge der in die Bewegungsrichtung gewandten Körperseite dagegen dem Lichte zugekehrt. Die Biene mußte also infolge ihrer Zwangshaltung auf diesem Kurvenstück nach der Seite laufen, auf welcher sie kein Licht perzipierte (Abb. 16b). Erreichte das Tier nun die Stelle, an der die Spiralschleife zum Licht konkav wurde, so wurde das sehende Auge vom Licht voll getroffen. Von dieser Stelle

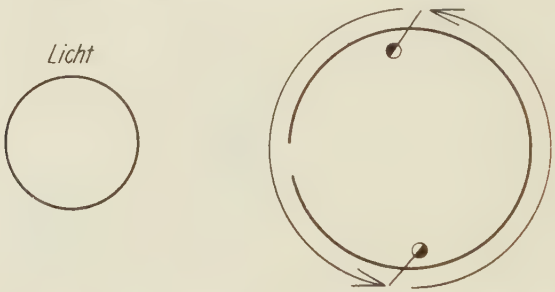


Abb. 16b. L.C-Biene rechts geblendet. Bewegungsmodus in der Nähe eines Lichtes.

an ging der zögernde, tastende Lauf sofort in einen schnellen, ruckartig hastenden über, um wieder zögernd zu werden, wenn das geblendete Auge sich dem Lichte zuwandte. D. h. die Wendepunkte im Verhalten der Bienen lagen jeweils dort, wo die Spiralen dem Licht gegenüber von der Konvexität zur Konkavität bzw. von der Konkavität zur Konvexität übergingen.

Ich deute dieses Verhalten einer auf der Zugseite geblendeten C-Biene folgendermaßen: Das Tier setzt dem Lauf, bei dem die geblendete Zugseite dem Lichte zugekehrt werden muß, einen intracentralen Widerstand entgegen. Umgekehrt scheint mir der Lauf auf der konkaven Seite der Bahn eine intracentrale Förderung zu erfahren, da er bedeutend schneller vor sich geht als ein normaler Lauf. Durch das unmittelbare Nebeneinander dieser beiden Arten intracentraler Einflußnahme auf die Locomotion wird ihre Gegensätzlichkeit besonders deutlich.

Das Vorkommen eines geraden, gerichteten Laufes wurde in den eben behandelten Versuchsreihen nicht konstatiert. Gelegentlich kam

bei manchen Tieren eine nur bogenförmige Ablenkung nach der sehenden Seite zu vor. Auffällig war überhaupt, daß einige Tiere weniger lange und weniger stark durch den an ihnen vorgenommenen Eingriff getäuscht wurden als die Mehrzahl der Tiere. Auf eine derartige durch individuelle Verschiedenheiten hervorgerufene Variabilität im Verhalten der Tiere mußte ich schon an anderer Stelle hinweisen.

### 3. Dreilichtversuch.

Die Lampen befanden sich 2—3 cm über dem Boden an den Ecken eines gleichseitigen Dreiecks mit einer Seitenlänge von 30 cm. Andere Stellungen der Lichter ergaben prinzipiell gleiche Resultate.

#### a) Normale Tiere.

Lag der Startpunkt in der Mitte des Dreiecks gleichweit von allen drei Ecken entfernt, so lief die Biene, wenn sie eine der Lampen vor sich hatte, gewöhnlich zu dieser hin: die beiden anderen wurden dabei ignoriert. Es konnte auch wie im Zweilichtversuch zu einem Lauf auf der Mittelsenkrechten der beiden vor dem Tier stehenden Lampen

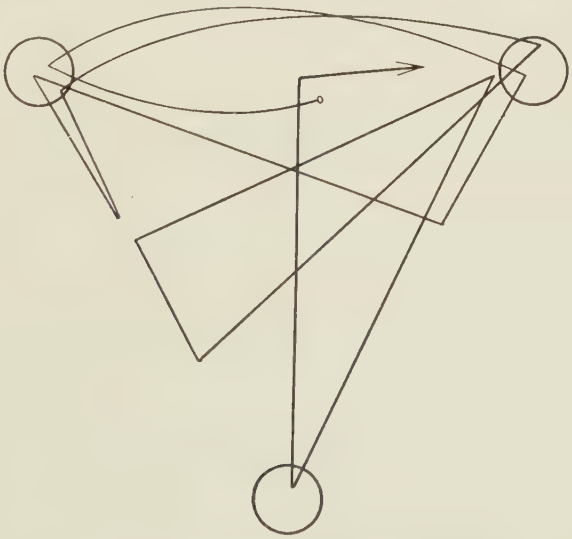

Abb. 17. Dreilichtversuch mit normaler Biene.

kommen, unter Ignorierung der dritten. Das Unentschiedensein zwischen zwei Lichtern konnte sich durch dieselben verschiedenartigen Laufkurven manifestieren, wie sie für den Zweilichtversuch beschrieben wurden. Und wie im Zweilichtversuch ein Schwanken des Versuchstieres zwischen den beiden Reizen häufig vorkam, so war im Dreilichtversuch schließlich auch ein Schwanken zwischen allen drei Lichtern möglich (Abb. 17).

Hatte eine Biene eine Lampe erreicht, so konnte sie, falls sie dort nicht zur Ruhe kam, in beliebiger Weise von diesem Lichte fort zu einem der beiden anderen laufen; oder sie kam nach gelegentlichen Exkursionen in Richtung nach einer der beiden anderen Lichtquellen wieder zu ihrem alten Ziel zurück. Selbst wenn das Tier eine Lichtquelle fast schon erreicht hatte, war es im letzten Augenblick noch imstande, nach einem der beiden anderen Lichter abzuschwenken (Abb. 17). In solchen Augenblicken, in denen die Biene sich anschickte, von ihrem bisherigen Ziel abzuschwenken, blieb sie meist für kurze Zeit stehen, summte oder putzte sich und wandte den Körper hin und her: der Zeitpunkt, an dem die Umstellung von einem Ziel auf das andere erfolgt, ist häufig durch ein vorübergehendes intracentrales Schwanken charakterisiert. Als Ausdruck des Schwankens ist das Summen, Putzen und Hin- und Herwenden des Körpers anzusehen.

Lag der Startpunkt genau in der Mitte der Verbindungslinie zweier Lichter, so kam das Tier meist zuerst zu einem dieser beiden Lichter; das dritte für das Tier schwächere Licht war dabei meist von Anfang an intracentral ausgeschaltet. Der weitere Verlauf des Versuchs war dann aber den vorherbeschriebenen gleich.

### b) C-Tiere.

Abgesehen von den Besonderheiten ihrer Zwangshaltung zeigten C-Bienen im Dreilichtversuch ähnliches Verhalten wie normale Bienen. Zu Beginn des Laufes konnte ein Schwanken zwischen den drei Lichtreizen seinen Ausdruck finden in einem Spirallauf am Startplatz (Abb. 18, Spur 1 und 5).

Bei der Deutung dieses anfänglichen Spirallaufes ist folgendes zu beachten: Bei Oberbeleuchtung und im Dunkeln liefen C-Bienen nach der Zugseite gewundene Spiralen. Die Gründe dieses Verhaltens wurden früher genannt: in optisch homogener Umgebung fehlt dem Tier das Laufziel. Setzt man nun mehrere gleichartige Reize, in unserem Falle drei, in gleichen Abständen um das Tier, so ist keiner der vorhandenen Lichtreize vor dem anderen ausgezeichnet, d. h. keiner dieser Reizspender ist von vornherein zum Ziel prädestiniert. In einer solchen Situation kann daher auch die funktionelle Begünstigung der Zugseite, wenigstens zu Beginn eines Laufes, zur Auswirkung kommen. Als Ausdruck intracentralen Schwankens zwischen den Reizen fand ich, wie bei normalen Bienen, Putzbewegungen und Hin- und Herwenden des Körpers.

Bei manchen Läufen auf eine der drei Lichtquellen war die intrazentrale Einstellung des Tieres auf diese auffällig labil. Es gelang dem

Versuchstier offenbar nicht, die anderen Reize völlig auszuschalten. Das Tier ging also zögernd, blieb häufig stehen, putzte sich, tastete mit den Antennen umher, dann plötzlich, in der Nähe des Lichtes angekommen,

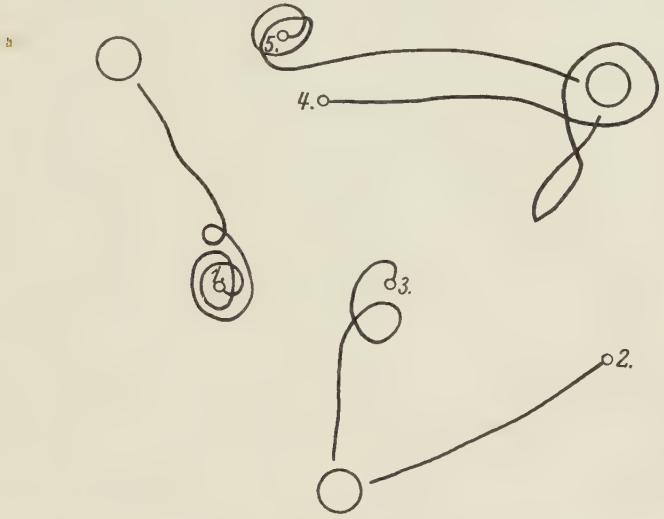


Abb. 18. Dreilichtversuch mit R.C-Biene.

lief es hastig auf dasselbe zu. Dieser beschleunigte Lauf konnte bei C-Bienen auch nach anfänglichem längerem Schwanken sofort vom Startplatz an auftreten.

**c) Einseitig geblendete Tiere.**

Der Dreilichtversuch bestätigte die früher dargelegte Auffassung der Reaktionen einseitig geblendeter Bienen. In der Regel rannte die Biene zunächst nach dem Licht auf der sehenden Seite. Welches der drei dargebotenen Lichter dabei zunächst erreicht wurde, hing also von der jeweiligen Starthaltung ab. Von dem zuerst erreichten Ziel aus vermochte die Biene die anderen Reizquellen aufzusuchen, und zwar ebenfalls nach allen für einseitig geblendete Bienen besprochenen Lauftypen. Diese letzteren konnten dabei genau, wie früher angegeben, in bunter Reihenfolge mit einander abwechseln. Das häufige Auftreten des gerichteten Laufes führe ich darauf zurück, daß als Orientierungspunkte dem Tier drei Lichter zur Verfügung standen; sicherlich aber hat das Tier bei seinen Läufen nicht bloß das von ihm erreichte Licht perzipiert.

**d) Einseitig geblendete C-Tiere.**

Der Unterschied zwischen Tieren, die auf der Zugseite, und solchen, die auf der Schubseite geblendet waren, verwischte sich im Dreilicht-

Abb. 19a.

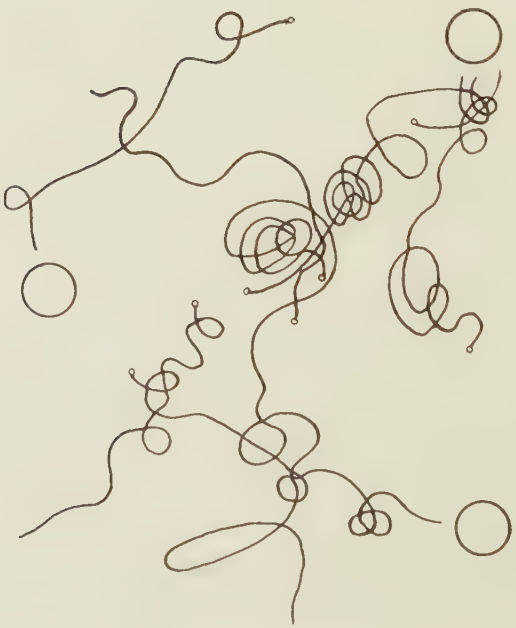

Abb. 19b. Erklärung siehe Seite 329.

versuch. Komplizierte Laufspuren konnten deshalb nicht zustande kommen, da die Biene schon nach einer kleinen Drehung des Körpers einen Orientierungspunkt in einem der drei Lichter vor sich hatte. Die Auswirkungen der ziehenden und der sehenden Seite konnten daher nicht so deutlich in Erscheinung treten.

Auch eine Gewöhnung fand im Dreilichtversuch häufig leichter statt, d. h. die Bienen fanden schon nach drei bis fünf Läufen ziemlich

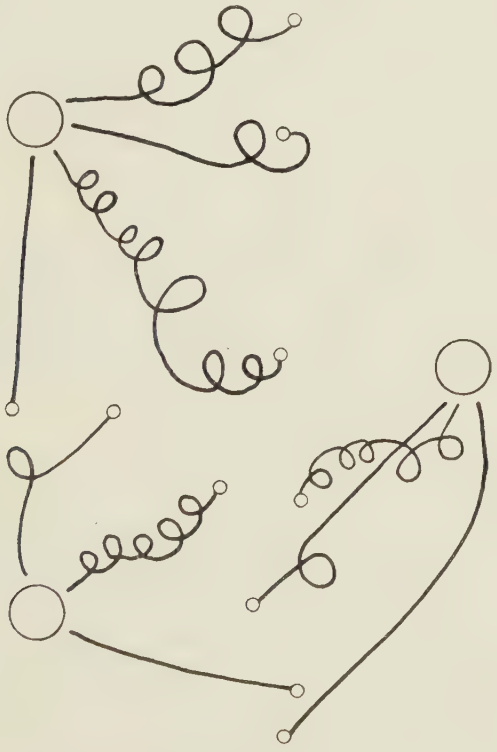

Abb. 19c.

Abb. 19. Dreilichtversuch: L.C-Biene, linkes Auge verklebt. a) unmittelbar nach dem Eingriff, b) dasselbe Tier 1/4 Stunde später, c) dasselbe Tier weitere 10 Minuten später.

normal zu einem der drei Lichter. Unmittelbar nach der Blendung lief eine links geblendete, hier als Beispiel genommene L.C-Biene, unorientiert im Versuchsfeld umher (Abb. 19a). Sie kam höchstens zufällig zu einem der Lichter. Häufiges Stehenbleiben, Putzen und Schwirren mit den Flügelstummeln war charakteristisch für die erste Zeit nach erfolgtem Eingriff. Nach einer Viertelstunde zeigte dasselbe Tier schon größere Orientiertheit. Bloß noch die Hälfte der Läufe war unorientiert und führte nicht zum Licht (Abb. 19b). Putzen usw. als Ausdruck

der Unorientiertheit kam nur noch gelegentlich vor. Die bevorzugte Laufspur war die Spiralbahn nach der sehenden Seite. Weitere 10 Minuten später hatte dasselbe Tier eine weitgehende Orientiertheit über die Situation erlangt, d. h. alle Läufe führten im Endeffekt zum Licht (Abb. 19c).

Auch die auf der Zugseite geblendeten Bienen gelangten nach einigen am Startplatz ausgeführten engen Spiralläufen relativ normal zum Licht. Zeitweise kamen auch hier spontane Unorientiertheiten zum Durchbruch; sie äußerten sich in zögerndem, unruhigem Lauf ohne Zielsicherheit, der von häufigem Stehenbleiben und Hin- und Herwenden unterbrochen wurde.

## V. Verhalten der Bienen gegen bewegte Reize.

### 1. Nystagmusversuch.

Nachdem in den vorhergehenden Versuchen das Versuchsfeld durch Setzen dreier Lichter optisch inhomogen gestaltet worden war, lag es nahe, durch Rotation des ganzen Gesichtsfeldes die Versuche weiterhin zu modifizieren. Die Prüfung der auf solche Weise hervorgerufenen nystagmischen Reaktionen der Bienen erfolgte in der von Schlieper (1927) angegebenen Versuchsanordnung.

In einem Glascylinder vom Radius 15 cm und der Höhe 13 cm wurde ein schwarz-weiß gestreifter Papiercylinder eingeklebt. Die Breite der Schwarz- wie der Weißstreifen betrug 5 cm. In diesem auf einem Drehtisch stehenden Behälter wurde das Laufgefäß, eine Schale vom Radius $7\,^1/_2$ cm und der Höhe 3,5 cm, hineingehängt. In einer Höhe von $^1/_2$ m über der Laufschale befand sich eine 100-Watt-Tageslichtlampe. Der Durchmesser dieser Lampe war genau der gleiche wie der des Laufcylinders. Der Boden des Laufgefäßes war, wie bei allen vorhergehenden Versuchen, mit weißem Packpapier belegt.

#### a) Normale Tiere.

Durch Rotation des Gesichtsfeldes wurden normale Bienen zu nystagmischen Reaktionen veranlaßt. Sie reagierten sehr leicht auf den Drehreiz, gleichgültig, ob er nach rechts oder nach links erfolgte. Schon bei 1 $-^3/_4$ Umdrehung in der Sekunde war die Beeinflussung deutlich. Bei Beginn der Drehung des Cylinders beantworteten die Bienen den Reiz mit einer Drehung des Kopfes. Bei der allmählichen Vergrößerung der Umdrehungsgeschwindigkeit beteiligte sich der ganze Körper an der Drehung, und bei starker Rotation begann das Tier im gleichen Sinne zu laufen; dabei konnte es sich häufig um seine Längsachse drehen und

so eine Schleifenbahn beschreiben. Allerdings brauchte das Tier nicht unbedingt auf den Drehreiz zu reagieren; d. h. es konnte ihn intracentral ausschalten und gelegentlich der Drehung gerade entgegen laufen. Ein gelegentliches Abbiegen des Kopfes im Sinne der Rotationsbewegung zeigte aber, daß die Biene die Drehung trotzdem perzipierte. Die Biene vermochte auch den Lauf im Sinne der Drehung plötzlich zu unterbrechen und unter intracentraler Ausschaltung des Reizes spontan dem Drehreiz gerade entgegen zu laufen. Nach einiger Zeit nahm sie dann den nystagmischen Lauf wieder auf. Die Versuche mit zunächst gut reagierenden Bienen endeten gewöhnlich damit, daß das Tier den Drehreiz schließlich nicht mehr beantwortete und unorientiert umherzulaufen begann. Man kann hier von einer Gewöhnung sprechen, bei der der Reiz zum Schluß intracentral völlig ausgeschaltet wurde.

### b) C-Tiere.

Ein durchaus einheitliches Verhalten zeigten auch die C-Bienen im Nystagmusversuch. Nystagmische Reaktionen waren bei ihnen durch Drehung des Cylinders sowohl nach der Zug- wie nach der Schubseite auslösbar, und zwar bei der gleichen Rotationsgeschwindigkeit. Ging die Rotation nach der Zugseite, so leitete die Biene ihren Lauf folgendermaßen ein:

Der Schwerpunkt des Körpers wurde ganz auf die Schubseite gelegt. Hierdurch wurde gleichzeitig die andere Körperseite etwas gehoben. Die Beine der Zugseite vollführten nun tastende Bewegungen in der Luft. — Erst nach dem Ablauf dieser Reaktionen setzte die Locomotion ein.

Ging der Drehreiz nach der Zugseite, so lief das Tier sofort wie die normalen Bienen im Sinne der Drehung. Die Laufspur des operierten Tieres unterschied sich von der des normalen Tieres nur durch das häufigere Vorkommen von Spiraldrehungen. (Verglichen wurden Kurven, die bei gleicher Drehgeschwindigkeit aufgenommen waren.) Die Spiraldrehung wird bei der C-Biene, wenn der Drehreiz nach der Zugseite zu wirksam ist, funktionell begünstigt.

War der Drehreiz nach der Schubseite zu wirksam, so lief das Versuchstier eine Kurve, die ganz so aussah wie die eines normalen Individuums.

Das sonstige Verhalten der C-Bienen war dasselbe wie das normaler Tiere. Sie vermochten sich genau wie solche von dem Drehreiz zu emanzipieren, gleichgültig, ob die Drehung des Cylinders nach ihrer Zug- oder Schubseite erfolgte. Auch für operierte Bienen gilt der von Alverdes (1930) aufgestellte Satz, daß die Reaktionen in erster Linie von der intracentralen Disponiertheit der Versuchstiere abhängen.

### c) Einseitig geblendete Tiere.

Einseitig geblendete Bienen, unmittelbar nach dem Eingriff untersucht, zeigten einen Unterschied, je nachdem, ob der Cylinder nach der sehenden oder geblendeten Seite gedreht wurde. Erfolgte die Rotation nach der sehenden Seite, so reagierte das Tier sofort, und zwar schon bei $^3/_4$—1 Umdrehung in der Sekunde.

Nach der geblendeten Seite zu trat die Reaktion anfangs im allgemeinen erst bei ungefähr $2^1/_2$ Umdrehungen pro Sekunde ein. Prüfte ich das betreffende Tier nach 10—15 Minuten wieder, so stellte sich heraus, daß die Nystagmusreaktion jetzt nach beiden Seiten gleich leicht eintrat; ja, in manchen Fällen hatte sich das Verhältnis sogar etwas zugunsten der geblendeten Seite verschoben: der Lauf nach der geblendeten Seite erfolgte jetzt immer schon bei etwa $^3/_4$ Umdrehung pro Sekunde.

Diese Ergebnisse lassen sich wie folgt deuten: Unmittelbar nach der Blendung ist die Biene durch die ihr neue Situation intracentral desorientiert. Sie ist geneigt, wie frühere Versuche gezeigt haben, beim Laufen nach der sehenden Seite abzuweichen. Kommt nun von außen noch ein im Sinne dieser Abweichung gerichteter Drehreiz hinzu, so unterstützen sich beide Faktoren; d. h. die nystagmische Reaktion erfolgt zunächst besonders leicht nach der sehenden Seite. — Geht die Drehung des Reizcylinders umgekehrt nach der geblendeten Seite, so sucht auch hier die Biene das entschwindende Bild festzuhalten; sie reagiert nystagmisch. Der Drehreiz muß dabei zunächst aber stärker sein, weil das Tier den intracentralen Widerstand, nach der geblendeten Seite zu gehen, überwinden muß. — Allmählich paßt sich nun das Tier an die ihm aufgezwungene Situation an: Die Nystagmusreaktion wird nach beiden Seiten durch gleichstarken Reiz auslösbar; die geblendete Seite ist der anderen gegenüber jetzt sogar häufig etwas bevorzugt. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß das Tier bei der Drehung des Cylinders im Sinne der geblendeten Seite mit dem sehenden Auge dem sich drehenden Cylindermantel parallel läuft. Die Biene ist dadurch imstande, dasselbe Bild leichter und deutlicher auf der Netzhaut festzuhalten, als wenn sie veranlaßt wird, in einer Spiralkurve nach der sehenden Seite nystagmisch zu reagieren; denn bei letzterer Reaktion ist ja das geblendete Auge dem sich drehenden Cylinder zugewandt.

Hatte die Drehung des Cylinders in ein und demselben Sinne, gleichgültig, ob nach der sehenden oder nach der geblendeten Seite, längere Zeit angedauert, so mußte ich häufig eine größere Rotationsgeschwindigkeit als zuvor anwenden, um die gegenläufige Reaktion auszulösen;

denn das Tier war auf den Lauf in dem einen Drehsinn eingestellt und ließ sich nicht ohne weiteres davon abbringen. Der am Receptor stattgehabte Eingriff bedingte auch zweifellos ein langsameres Ansprechen auf Veränderungen der äußeren Reizsituation. Das Versuchstier mußte sich erst auf den neuen Reiz umgestellt haben, ehe die Reaktion erfolgen konnte. Bei dieser intracentralen Umstellung wirkt sich die einseitige Blendung als hemmender Faktor aus; denn normale Bienen sprechen gewöhnlich auf plötzliche Änderung des Drehsinnes sofort an.

Auch einseitig geblendete Bienen brauchten den Drehreiz übrigens nicht unbedingt zu beantworten. Sie konnten sich in dieser Hinsicht also wie normale Bienen verhalten; d. h. sie vermochten den Drehreiz intracentral auszuschalten und sich geradlinig oder dem Reiz entgegengesetzt fortzubewegen. Ihr Verhalten wechselte auch zuweilen in bunter Folge zwischen nystagmischem Reagieren und ungerichtetem Lauf.

### d) Einseitig geblendete C-Tiere.

Auf der Schubseite geblendete C-Bienen entsprachen in ihrem Verhalten im großen und ganzen einseitig geblendeten Bienen. Der Nystagmus war unmittelbar nach der Blendung manchmal etwas schwerer nach der geblendeten als nach der sehenden Seite auslösbar. Dieser Unterschied, falls er überhaupt nachweisbar war, pflegte sich aber bald zu verlieren. Die Laufspuren entsprachen dann denen einseitig geblendeter Tiere.

Die Blendung der Zugseite erwies sich auch hier wie in anderen Versuchen als der schwerere Eingriff. Die Tiere zeigten zwar nystagmische Reaktionen nach beiden Seiten, doch waren, um eine Drehung des Versuchstieres nach der geblendeten Zugseite zu bewirken, durchschnittlich größere Rotationsgeschwindigkeiten (2—$2^1/_2$ Umdrehungen pro Sekunde) als sonst erforderlich. Das galt besonders, wenn das Tier vorher in Ruhe war; der nystagmische Reiz wurde dagegen sehr schnell von dem Tier beantwortet, wenn es beim Wirksamwerden desselben schon sowieso im Versuchsfeld unorientiert umherlief. Es ergibt sich mithin, daß ein zur Ruhe disponiertes Tier erst auf stärkere Reize anspricht als ein schon zum Umherlaufen disponiertes.

Bei den meisten Tieren dauerten die nystagmischen Laufreaktionen nach der geblendeten Zugseite nicht lange an: die Versuchstiere verfielen bei gleichbleibender Drehung des Reizcylinders in Spiraldrehungen nach der sehenden Seite. Diese Spiraldrehungen sahen genau so aus wie die bei Oberbeleuchtung ausgeführten. Abb. 20 zeigt in V die Laufspur einer Biene, die sich zu Beginn des Versuches bereits in einer spontanen Spiralbewegung nach der sehenden Seite befand. Der erste Teil der Lauf-

kurve entspricht daher dem bei Oberbeleuchtung erhaltenen Spurbildern. Setzte nun der Drehreiz nach der geblendeten Zugseite ein (in der Abbildung bei Erreichung des Punktes *a*), so reagierte die Biene augenblicklich mit einigen Drehungen nach der geblendeten Seite; sie verfiel dann aber wieder der Tendenz, sich nach der sehenden Seite zu wenden. Sie verhielt sich jetzt wie zu Beginn des Versuches, obgleich der nystagmische Reiz weiter bestand.

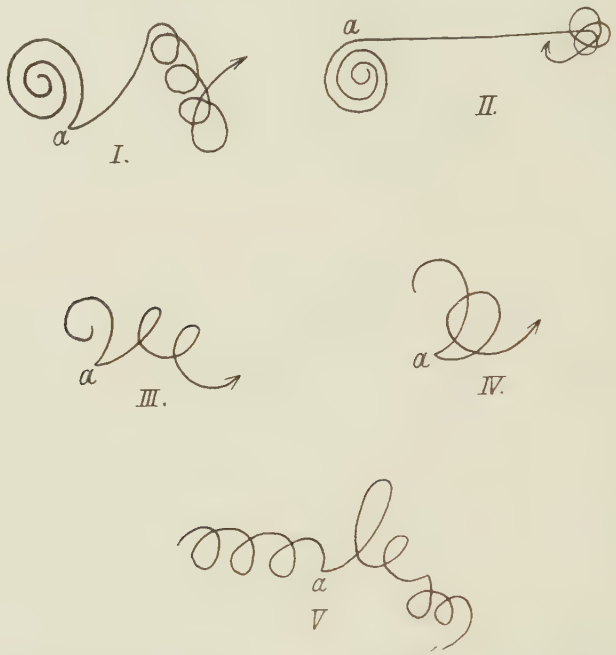


Abb. 20. R.C-Biene links geblendet im Nystagmusversuch. *I* und *II* vor, *III* und *IV* nach stattgehabter Gewöhnung. Bis zum Punkt a der Kurven geht der Drehreiz nach rechts, von da ab nach links. *V* Nystagmus nach der geblendeten Seite; bei a setzt der Reiz ein.

Diese Versuche ergänzen die früher an operierten C-Bienen gewonnenen Ergebnisse. Die Nystagmusversuche bieten eine neue Stütze für unsere Auffassung, daß die Laufreaktionen der Tiere in erster Linie intracentral determiniert werden. In welcher Weise sich die Einflüsse der Außenwelt im Verhalten der Tiere auswirken, hängt ab von ihrem intracentralen Zustand. Die intracentrale Disponiertheit kann bei völlig gleichbleibenden äußeren Bedingungen wechseln, womit aber selbstverständlich nicht gesagt sein soll, daß nicht auch durch äußere Faktoren die innere Disponiertheit eines Tieres beeinflußt werden kann (vgl. Minnich 1919, A. Müller 1925, Henke 1930).

Die locomotorischen Reaktionen der Biene können durch besondere intracentrale Vorgänge gefördert oder gebremst werden. Immer ist das Verhalten der Bienen ganzheitlich und durchaus einheitlich selbst bei Tieren, die sich in einer operativ herbeigeführten Zwangshaltung befinden. Das normale situationsgemäße Verhalten Lichtreizen gegenüber kann dauernde oder vorübergehende Störungen durch äußere Eingriffe an den Lichtsinnesorganen erleiden. Die durch den Eingriff bedingte »Täuschung« kann das Situationsgemäße einer Handlung stören oder in extremen Fällen ganz verhindern. Die durch Blendung bedingte »Täuschung« verschwindet gewöhnlich; es tritt eine Gewöhnung an die veränderte Lichtperception ein. Die Zeit, die hierzu benötigt wird, ist bei verschiedenen Bienen individuell verschieden. Auch nach stattgehabter Gewöhnung können spontan Unorientiertheiten stärkerer oder schwächerer Art vorübergehend zum Durchbruch kommen.

Die Schwierigkeit, Bienen im Nystagmusversuch zu veranlassen, längere Zeit nach der geblendeten Zugseite zu laufen, wurde auf einen intracentralen Widerstand, den die Tiere einem solchen Lauf entgegensetzen, zurückgeführt. — Besonders deutlich trat dieser Widerstand auch bei den auf der Zugseite geblendeten C-Tieren hervor, die in Nystagmusreaktionen nach der sehenden Seite begriffen waren. Änderte ich in diesem Falle plötzlich den Drehsinn des Reizcylinders (in der Abbildung bei Erreichung des Punktes *a*), so reagierte das Tier mit einer Wendung nach der geblendeten Seite, blieb dann aber stehen, tastete mit erhobenen Beinen der Zugseite einen Augenblick in die Luft, wendete sich wieder und lief entgegen der Drehung des Cylinders auf Spiralbahnen nach der sehenden Seite (Abb. 20, Spur I). Der erste Teil der auf der Abbildung dargestellten Kurve zeichnet sich durch große Regelmäßigkeit aus: Nystagmusreiz und Tendenz zum Lauf nach der sehenden Seite wirken bei der Erzeugung der Spirale zusammen. Dann folgt im Augenblick, wo die Drehung sich ändert (*a*), ein kurzes Kurvenstück, das die gegenläufige Reaktion andeutet. Die sich anschließende Spirale erinnert an die Spurbilder bei Oberbeleuchtung. Sie stellt den Lauf der Biene dar, während die Drehung nach der geblendeten Seite konstant weiterdauerte.

Bei anderen Tieren wurde während der Drehung des Cylinders nach der geblendeten Seite die Spur für eine gewisse Zeit zu einer geraden (Abb. 20, Spur II); dann kam auch hier die Tendenz, nach der sehenden Seite zu laufen, wieder zum Durchbruch.

Im Laufe der Zeit konnte ein Tier seine Reaktionsweise ändern. So ließ sich bei demselben Tier, das die soeben beschriebenen Reaktionen

(Abb. 20, Spur I und II) ausgeführt hatte, 3 Stunden später — nachdem es in einem Glasgefäß bei Tageslicht sich selbst überlassen gewesen war — der Nystagmus nach beiden Seiten fast gleich leicht auslösen (Abb. 20, Spur III und IV). Dies stimmt mit den früheren Resultaten überein: Selbst bei den auf der Zugseite geblendeten C-Bienen kann also eventuell eine langsame Gewöhnung eintreten. Die Unstimmigkeiten in den Angaben verschiedener Autoren über das Verhalten einer Tierspecies erklären sich vielleicht daraus, daß sie das Tier in verschiedenen Stadien der Gewöhnung beobachtet haben. Suchte man dann noch die erhaltenen Ergebnisse in eines der von der Tropotaxistheorie geforderten Schemata zu pressen, so blieb vom Bild des tatsächlichen Verhaltens des betreffenden Tieres nur noch sehr wenig übrig.

**2. Nystagmusversuch bei Anwesenheit eines Standlichtes.**

In weiteren Experimenten wurden Versuche mit Standlichtern und bewegten Reizen kombiniert. Die Versuchsanordnung war folgende: an der Wand des inneren Laufcylinders wurde das Standlicht in Form einer Stablampe mit der Spitze nach abwärts so angebracht, daß die letztere die Lauffläche des inneren Cylinders berührte. Die Spitze der Lampe war in einer Höhe von 3 cm unbedeckt, im übrigen aber war die Birne von einer schwarz lackierten Metallmanschette umgeben. Der äußere rotierende Glaszylinder war in Abständen von je 5 cm mit 5 cm breiten, schwarzen, lichtdichten Papierstreifen beklebt. Um den rotierenden Cylinder herum, in Höhe des inneren Cylinders, befanden sich 20 40-Watt-Mattglaslampen im Kreise so aufgestellt, daß Birne an Birne stieß. Auf diese Weise war ein kontinuierlicher Lichtmantel um das rotierende Gefäß hergestellt. Durch Vergrößern und Verkleinern des Durchmessers des Lichtkreises konnte die auf den Laufcylinder einwirkende Lichtintensität variiert werden: bei Vergrößerung des Radius mußten weitere Lampen dazugeschaltet und bei Verkleinerung desselben etliche fortgenommen werden. Der den Nystagmus auslösende Drehreiz wurde hier also durch Lampen und an ihnen vorbeigeführten Dunkelstreifen erzeugt. Es stellte sich heraus, daß durch die angegebene Änderung der Intensität des Lichtkreises die Ergebnisse nicht prinzipiell geändert wurden. Die in der Regel angewandte Rotationsgeschwindigkeit betrug $1^1/_2$ Umdrehung pro Sekunde.

Mit einseitig geblendeten Tieren zu arbeiten, wurde unterlassen. Die an sich schon komplizierten Laufspuren solcher Tiere sind bei der angegebenen Versuchsanordnung einer exakten Deutung nicht mehr zugänglich, da nicht zu entscheiden ist, inwieweit die Spiralschleifen auf

den Nystagmusreiz oder auf die durch die Blendung gesetzte Desorientiertheit dem Standlicht gegenüber zurückzuführen sind.

### Normale und C-Tiere.

Da normale und C-Bienen, was ihre Laufkurven angeht, das gleiche Verhalten zeigten, werden die Ergebnisse der mit ihnen angestellten Versuche hier zusammengefaßt.

Die Versuche ergaben eine Bestätigung und Vertiefung früher gemachter Feststellungen. Die Versuchstiere orientierten sich entweder nach dem Drehreiz und ignorierten das Standlicht, oder sie liefen nach dem Standlicht unter intracentraler Ausschaltung des Drehreizes; endlich konnten die Tiere bald dem Einfluß des Standlichtes, bald dem des Drehreizes nachgeben, wodurch Interferenzläufe zustandekamen (Abb. 21).

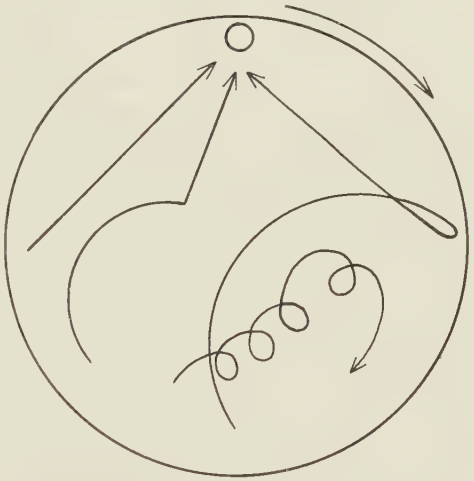

Abb. 21. Normale Bienen und C-Tiere im Nystagmusversuch bei Anwesenheit eines Standlichts: Schema der Reaktionsmöglichkeiten.

Eine stärkere Beeinflussung der Bienen durch den Drehreiz konnte häufig durch stärkere Rotation des Reizcylinders hervorgerufen werden. In solchen Fällen konnten die Bienen am Standlicht vorbeigeführt werden; oder sie kamen unter gelegentlichem Abweichen im Sinne des Drehreizes zum Standlicht. Geradlinige Läufe zum Standlicht waren unter diesen Bedingungen seltener.

Die Ergebnisse zeigen besonders schön, daß bei ein und denselben äußeren Bedingungen die intracentrale Einstellung eines Tieres zum Reiz das Maßgebliche ist. Abb. 21 zeigt neben Laufspuren, die direkt zum Standlicht führen, solche, die unter alleiniger Berücksichtigung des Drehreizes zustande gekommen sind. Ein intracentrales Schwanken des Tieres kommt in den zwischen beiden Reizen interferierenden Kurven zum Ausdruck.

## VI. Verhalten im Blinkversuch.

Die im Einlicht-, Zweilicht- und Dreilichtversuch verwendeten Lichtquellen waren Dauerreize, da sie während des ganzen Versuchsverlaufes vorhanden waren. Auch beim Nystagmusversuch darf man

insofern von Dauerreizen sprechen, als das Wesen dieses Versuches darin bestand, daß Reize kontinuierlich am Auge des Versuchstieres vorbeiwanderten.

Die nächsten Versuche wurden so ausgeführt, daß das Tier gezwungen war, sich nach Lichtreizen zu orientieren, die immer bloß in bestimmten Intervallen eine bestimmte Zeit zur Wirkung kamen. — Die Versuchsanordnung war zunächst folgende: zwei 40-Watt-Mattglaslampen befanden sich an zwei gegenüberliegenden Stellen im Versuchsfeld 60 cm voneinander entfernt. Diese beiden Lichter wurden abwechselnd ein- und ausgeschaltet, so daß der Lichtreiz in bestimmten Intervallen abwechselnd von den betreffenden beiden Punkten ausging. Die jeweils ausgeschaltete Lampe wurde durch einen schwarzen Schirm verdeckt, damit durch sie kein Licht reflektiert werden konnte. Der Startpunkt lag zunächst auf dem Mittelpunkt der Verbindungslinie beider Lampen. Die beiden Lampen wurden in der geschilderten Weise immer dann umgeschaltet, wenn das Versuchstier dem einen Lichtreiz bis auf 5 oder 10 cm nahe gekommen war.

### a) Normale Tiere.

Normale Bienen mit deutlich photopositiver Einstellung reagieren durch einen geradlinigen Lauf auf horizontal wirkendes Licht; daher beantworteten sie das Umschalten der Lichter im Blinkversuch jedesmal sofort mit einer scharfen Drehung um 180°. Der normale Lauf bestand also bei der geschilderten Versuchsanordnung in einem Hin- und Herpendeln auf der Verbindungslinie der beiden alternierend auftauchenden Reize. Ich vermochte lange Zeit hindurch dieses Hin- und Herführen der Bienen zwischen beiden Blinklichtern forzusetzen; schließlich aber kam ein Zeitpunkt — bei den einen Versuchstieren früher, bei den anderen später —, von dem ab die Tiere nicht mehr auf die alternierenden Lichtreize reagierten. Es ergaben sich zwei Möglichkeiten des weiteren Verhaltens:

1. Die Bienen reagierten von einem bestimmten Zeitpunkt an nicht mehr auf die Reize, sondern liefen richtungslos im Versuchsfeld umher.

2. Die Bienen liefen geradlinig zu der Stelle, an der zuletzt ein Lichtreiz wirksam war und kamen dort häufig zur Ruhe.

Ähnliches wie im ersten Fall, daß die Disponiertheit zum zielgerichteten Lauf plötzlich einer anderen Disponiertheit wich, gelangte schon in früheren Versuchen zur Beobachtung. Zweifellos steht hier das Umschlagen der Disponiertheit in unmittelbarem Zusammenhang mit

der Ergebnislosigkeit des Hin- und Hereilens. Der zweite Fall, in dem das Tier den hinter ihm befindlichen Lichtreiz intracentral ausschaltet, ist durch den Lauf zu der Stelle, an der der Reiz sich soeben noch befand, charakterisiert. Diese Reaktion erklärt sich dadurch, daß das Tier nach Umschalten der Lampen noch einige Zeit die vorher innegehabte Laufrichtung beibehält. Die Maximalstrecke, die so zurückgelegt wurde, hatte eine Länge von 10 cm. Man könnte daran denken, daß für das Tier der Ort, an dem das Licht immer wieder erschien, mnemisch festgelegt war. Entweder kam die Biene an der Stelle, an der vorher der Lichtreiz wirksam war, zur Ruhe, oder der ursprünglich dorthin gerichtete Lauf ging in unorientiertes Umherirren über.

**b) C-Tiere.**

Die Spurkurven der C-Tiere sind von denen normaler Tiere nicht zu unterscheiden. Sie produzierten in ihrer charakteristischen Körperhaltung Pendelläufe auf der Verbindungslinie beider Reize. Das Situationsgemäße ihres Verhaltens kam besonders bei der Umkehrbewegung, die beim Umschalten der Lichter erfolgte, zum Ausdruck. Die Biene lief in schräger Körperhaltung zu dem vor ihr stehenden Licht. Wurden die Lichter nun umgeschaltet, so wurde plötzlich das Auge der Schubseite fast voll beleuchtet. Infolge der Schräglage des Körpers war nun die Drehung über die Schubseite die zweckmäßigste, weil dies den kürzesten Weg darstellte. In der Tat fand in allen beobachteten Fällen beim Umschalten der Lichter die Drehung über die Schubseite statt. Dabei ist zu beachten, daß dieselben Tiere, wie früher beschrieben, im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung eine nach der Zugseite gewundene Spiralkurve liefen.

**c) Einseitig geblendete Tiere.**

Einseitig geblendete Bienen vollführten Pendelläufe mit Ablenkung nach der sehenden Seite. Die Laufspur selbst stellte in diesen Versuchen entweder eine Spirale oder einen nach der sehenden Seite konvexen Bogen dar. Gerade gerichtete Läufe ohne Tendieren nach der sehenden Seite wurden bei dieser Versuchsführung nicht beobachtet. Das dauernde Springen der Reize erschwerte offensichtlich eine Gewöhnung der Versuchstiere. Die Kehrtwendung des Tieres erfolgte jedesmal über die sehende Seite.

**d) Einseitig geblendete C-Tiere.**

Die Ergebnisse früherer Versuche wurden durch das Verhalten einseitig geblendeter C-Bienen im Blinkversuch bestätigt. Auf der Zugseite geblendet, waren die Tiere weitgehend unorientiert. Sie führten

enge Spiralläufe aus, wobei sie unter Abweichung nach der sehenden Seite zwischen beiden Reizquellen hin- und herpendelten. Nach dem jeweiligen Umschalten der Lichter fand zunächst meist als Ausdruck eines Unorientiertseins über die Situation einige Zeit ein Kreisgang statt. Erst allmählich (nach $^1/_4$—$^1/_2$ Minute) fand sich das Versuchstier in die Situation hinein und reagierte in der oben geschilderten Weise.

C-Tiere, die auf der Schubseite geblendet sind, produzieren ähnliche Spurbilder wie bloß einseitig geblendete Bienen. Ein Umdrehen fand über die sehende Zugseite statt.

#### e) Verhalten normaler Tiere im Blinkversuch bei Verlegung des Startpunktes.

Die Blinkversuche konnten dadurch etwas modifiziert werden, daß der Startpunkt der Tiere so verlegt wurde, daß sie die beiden abwechselnd aufleuchtenden Lampen vor sich hatten. Der Abstand dieser Lampen betrug 35 cm. Sie wurden in Pausen von $^1/_2$ Sekunde umgeschaltet.

Das normale Tier hatte mehrere Möglichkeiten, auf die Blinklichter zu reagieren: der am häufigsten vorkommende Lauf war der im Zickzack auf der Mittelsenkrechten; jede Wendung entsprach dabei dem Aufleuchten eines Blinklichtes. An einem Punkt entschied sich dann das Tier, ähnlich wie im Zweilichtversuch, für eine Lampe, trotzdem sie nur in Intervallen leuchtete. Verschob die Biene diese Entscheidung, bis sie an der Verbindunglinie beider Blinklichter angekommen war, so hatte sie von nun an die Möglichkeit, wie in den vorher beschriebenen einfachen Umschalteversuchen zu reagieren. Beim Lauf auf der Mittelsenkrechten sowie nach der Entscheidung für den einen Reiz beobachtete ich oft, daß ein Tier zögernd lief, häufig stehenblieb und sich putzte. Die Versuchsanordnung erschwert dem Tier eine klare Entscheidung und läßt es nur zögernd vorwärts laufen, da kein konstant wirkendes Ziel vorhanden ist. Bei manchen Läufen entschieden sich die Tiere von vornherein für ein Licht, trotzdem dies, insgesamt gerechnet, die Hälfte der Zeit verschwunden war. Aber selbst in diesen Fällen kam durch ein Hin- und Herwenden des Körpers in Richtung der abwechselnd bald von rechts, bald von links einfallenden Lichtstrahlen zum Ausdruck, daß beide Reize perzipiert wurden.

Eine Vergrößerung des Umschalteintervalls zog die Zickzackspuren etwas auseinander, ergab aber keine neuen Resultate; selbst hierbei kamen gelegentlich von vornherein Läufe zu einem Licht vor.

## VII. Verhalten im Neureizversuch.

In den ersten Versuchen war mit gleichartigen, während der ganzen Versuchsdauer kontinuierlich wirkenden Reizqualitäten gearbeitet worden. Es folgten Versuche mit Reizen, die ihrer Wirkungsweise nach verschieden waren, und zuletzt wurde das Verhalten der Bienen gegen alternierende Reize untersucht. — Die nun zu schildernden Untersuchungen befassen sich mit dem Einfluß eines neu auftauchenden Lichtreizes. Physikalisch ist dieser neue Reiz einem bereits vorhandenen gleichwertig.

Das Prinzip der Versuche war folgendes: Die Bienen starteten in gerader Richtung auf ein bereits vorhandenes Licht zu. Wenn das Tier einen bestimmten Punkt passierte, wurde außerdem eine zweite Lampe entzündet, die zuvor durch einen schwarzen Schirm verdeckt war. Der betreffende Punkt besaß gleiche Entfernung von beiden Reizquellen, und seine Verbindungslinien mit den beiden Lichtern standen senkrecht aufeinander. Ich nenne diesen Punkt den Einwirkungspunkt E. Die Entfernung der Dauerreizquelle von der Neureizquelle betrug 30 cm. Nach jedem Lauf der Versuchstiere wurden Neulicht und Dauerlicht vertauscht, um eine eventuelle Gewöhnung der Tiere auszuschließen. Der Startplatz der Versuchstiere lag auf der Verlängerung der Verbindungslinie von Dauerlicht und E-Punkt, mindestens 5 cm hinter dem letzteren. Für die Versuche wurden nur ausgesprochen photopositiv reagierende Bienen verwandt.

### a) Normale Tiere.

Die Versuche begannen damit, daß die Bienen, wenn sie freigelassen wurden, wie im Einlichtversuch in gerader Linie auf das Dauerlicht zueilten. Nach Einschaltung des neuen Lichtreizes am E-Punkt wurde die Locomotion der Tiere in der Regel einen Augenblick deutlich langsamer. Die Laufgeschwindigkeit konnte bis auf die Hälfte oder gar ein Drittel der bisherigen Geschwindigkeit herabgehen. Einige Tiere blieben sogar stehen und putzten sich, ehe sie zu ihrem anfänglichen Ziel, dem Dauerlicht, weitereilten. 95—98% der Läufe gingen bei den Versuchstieren zum Dauerlicht. Die Bienen ließen sich also in der Regel von dem Ziel, auf das sie eingestellt waren, nicht abbringen. Daß trotzdem die neue Reizquelle perzipiert wurde, zeigten die Bienen außer durch das Langsamerwerden ihrer Fortbewegung dadurch an, daß ihre Laufspur vom E-Punkt an häufig nicht mehr gerade zum Dauerlicht verlief, sondern in einer nach dem Neureiz zu konvexen Kurve (Abb. 22). Während ihres Laufes zum Dauerlicht reagierten die Tiere auch ge-

legentlich durch ein schroffes Hinwenden zum Neureiz. Die beigefügte Tabelle gibt für sechs Bienen an, wie oft sie während einer Versuchsserie

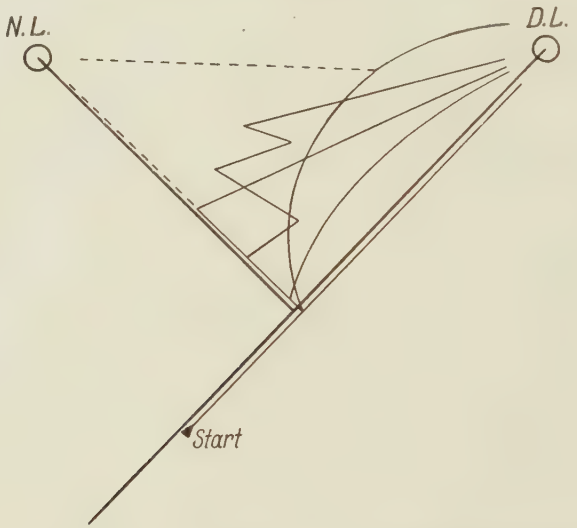


Abb. 22. Reaktionstypen einer normalen Biene im Neulichtversuch: Schema.

den Neureiz und wie oft sie den Dauerreiz erreichten. In allen Fällen zeigt sich eine deutliche Bevorzugung des Dauerreizes (Tabelle 1).

Tabelle 1. Zahl der Läufe von normalen Bienen zum Dauer- und Neulicht. Von Lauf zu Lauf wurde Neureiz und Dauerreiz vertauscht.

| Gesamtzahl der Läufe | Dauerreiz | | Neureiz | |
|---|---|---|---|---|
| | | in % | | in % |
| 50 | 45 | 90 | 5 | 10 |
| 50 | 46 | 92 | 4 | 8 |
| 50 | 47 | 94 | 3 | 6 |
| 50 | 48 | 96 | 2 | 4 |
| 50 | 46 | 92 | 4 | 8 |
| 50 | 38 | 76 | 12 | 24 |

Häufig konnte man schon zu Beginn des Laufes mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen, ob das Versuchstier den Dauerreiz oder den Neureiz erreichen würde. War der Gang schon vor Entzündung des Neulichtes stockend und wechselte die Laufgeschwindigkeit, war das Abdomen eingekrümmt und summte das Tier oft, so kam es fast in allen Fällen zum Neureiz. Die intracentrale Disponiertheit, die in diesem Verhalten ihren Ausdruck findet, macht die Tiere neuen Reizen gegen-

über besonders labil. Bei ruhigem, stetigem, ununterbrochen gleichschnellem Lauf in normaler Körperhaltung gelangte das Versuchstier fast in allen Fällen zum Dauerlicht. Die erwähnte intracentrale Labilität trat manchmal bei einem Lauf plötzlich auf, während alle vorherigen und nachherigen Läufe desselben Tieres eindeutig gerichtet waren. Die letztere Tatsache ist wichtig zum Verständnis der oben als Beispiel gegebenen Tabelle: Die zum Neureiz führenden Läufe kamen also durch eine plötzlich einsetzende intracentrale Labilität zustande. In seltenen Fällen zeigte sich in Analogie zu früheren Beobachtungen, daß Tiere, die ein Ziel, gleichgültig ob Neu- oder Dauerlicht, schon fast erreicht hatten, plötzlich abschwenkten und zum anderen Licht gelangten.

Reagierten einzelne Tiere ungewöhnlich häufig, z. B. in 50—80% auf den Neureiz, so äußerte sich ihre besondere intracentrale Disponiertheit außer in dem bereits charakterisierten Verhalten auch noch auf sonstige Weise: Im Einlichtversuch wurden beispielsweise die gerichteten Spuren häufig durch unorientierte Läufe unterbrochen, oder das Tier blieb bei seinem Lauf zum Licht häufig stehen, oder es kam nicht, wie normale Bienen, geradlinig, sondern in Bogen bzw. in ganz unregelmäßiger Laufspur zum Licht. Es ist bemerkenswert, daß gerade Individuen, denen nach ihrem Gesamtverhalten die Diagnose »schwankend« gestellt werden mußte, besonders leicht durch den neuen Reiz beeinflußt wurden. Überhaupt scheinen mir diese Neulichtversuche deutlich zu zeigen, daß die verschiedenen Disponiertheiten rein intracentrale Angelegenheiten sind. Dabei muß offen bleiben, wie leicht und bis zu welchem Grade sich solche Disponiertheiten etwa durch äußere Faktoren beeinflussen lassen können.

Wurden schließlich zu den hier beschriebenen Versuchen Tiere herangezogen, die von einer Tendenz zum Abweichen nach einer bestimmten Körperrichtung beherrscht wurden, so war das Ergebnis wiederum ein durchaus andersartiges. Ein Tier mit Rechtstendenz z. B. verhielt sich folgendermaßen: Es gelangte häufig zum Neureiz, wenn dieser rechts auftauchte, zum mindesten erfuhr die zum linken Licht führende Bahn eine starke Ausbuchtung nach rechts. Ein linker Neureiz wurde dagegen überhaupt nicht beachtet. Das Tier lief auch häufig, statt sofort geradlinig zum links befindlichen Dauerlicht, zuerst ein Stück nach rechts. Es sei daran erinnert, daß im einfachen Zweilichtversuch von solchen Tieren die rechte Lampe bevorzugt wurde; im Dunkeln traten die typischen Rechtsspiralkurven auf. Diese Tendenzen zum asymmetrischen Lauf offenbaren sich also in allen Reizlagen. Ein

plötzliches Umschlagen solcher Tendenzen wurde während der Versuchszeiten nicht beobachtet.

In den bisherigen Versuchen waren Neulicht und Dauerlicht ihrer Intensität nach für das Tier gleich, da der E-Punkt von beiden Lampen die gleiche Entfernung besaß. Die intracentrale Fixierung der Bienen an das Dauerlicht als Ziel konnte nun so stark sein, daß die Tiere auch dann noch zum Dauerlicht kamen, wenn die Intensität des Neulichtes wesentlich größer war als die des Dauerreizes. Die Vergrößerung der Intensität wurde in den Versuchen dadurch bewirkt, daß das Neulicht näher an den E-Punkt herangeschoben wurde, während das Dauerlicht seinen 30 cm betragenden Abstand vom Entscheidungspunkt behielt. War das Neulicht 25 cm vom E-Punkt entfernt, d. h. wenn die Intensitäten sich wie 3 : 2 verhielten, so kamen deutlich photopositive Tiere noch in 90—85% der Fälle zum Dauerlicht. — Bei 20 cm Abstand des Neureizes vom E-Punkt, also bei einem Intensitätsverhältnis von 9 : 4, erreichten 70—60% der Läufe eines Tieres das Dauerlicht. Bei 15 cm Abstand, wenn das Verhältnis 4 : 1 betrug, konnten noch bis zu 20% der Läufe zum Dauerreiz gehen. — Rückte ich den Neureiz nun aber noch näher an den E-Punkt heran, so kamen fast alle Läufe zum Neureiz. Die angegebenen Zahlen schwankten von Individuum zu Individuum nur in geringen Grenzen. Die Versuche zeigen, daß die intracentrale Fixierung der Bienen an ein einmal gewähltes Ziel so intensiv sein kann, daß die Tiere selbst sehr starke Neureize zugunsten eines schwächeren, ursprünglichen Zielreizes intracentral ausschalten.

### b) C-Tiere.

Operierte C-Bienen bewegen sich in schräger Körperhaltung zum Licht. Sie sind also bei ihrem Lauf zum Dauerlicht entweder dem Neulicht zugewandt oder von ihm abgewandt. Ist eine Biene beispielsweise links operiert, so läuft sie also mit der rechten Seite voraus zum rechten Dauerlicht. Dem links von ihr liegenden Neulicht ist sie dann voll zugekehrt. Befindet sich umgekehrt das Dauerlicht links und das Neulicht rechts, so ist sie bei ihrem Lauf zum Dauerlicht vom Neulicht abgewandt.

Es erhob sich die Frage, ob bei derartigem Bewegungsmodus ebenfalls die vorhandene Zieleinstellung das Maßgebliche ist, oder ob etwa der volle Anblick eines Reizes entscheidet. Bei normalen Bienen war immer das Dauerlicht gleichzeitig auch das voll angeblickte. Die Strahlen des Neulichtes wirkten einseitig auf das symmetrisch zum Dauerlicht eingestellte Tier ein.

Als Beispiel gebe ich von vier C-Bienen gewonnene Versuchsprotokolle. Unter der Rubrik Dauerlicht sind die Läufe bezeichnet, die zu diesem Licht führten. Unter der Rubrik Neulicht finden sich die entsprechenden Läufe, die während dieser Versuchsserie zum Neulicht gingen. Ein besonderer Vermerk in den Rubriken gibt die Stellung der beiden Reizquellen zum Tier an. Dauerlicht rechts, Neulicht links heißt: Dauerlicht rechts vom Tier, Neulicht links vom Tier. Wie bei den früheren Versuchen wurden auch hier von Lauf zu Lauf Neureiz und Dauerreiz vertauscht (Tabelle 2). Aus der Tabelle geht hervor, daß das von vorherein bestehende Hingewandtsein zu einem Reiz einen wichtigen Faktor für das Tier darstellt. Lief beispielsweise ein Tier, abgewandt vom Neulicht, zum Dauerlicht, so erfolgte keine Reaktion auf das Neulicht, während das Tier im umgekehrten Falle, wenn es dem neu auftauchenden Licht zugewendet war, in allen Fällen darauf reagierte

Tabelle 2. Dauerlicht und Neulicht befinden sich jedesmal 30 cm vom Einwirkungspunkt entfernt. D. r. = Dauerlicht rechts vom Tier. N. l. = Neulicht links vom Tier.

| Gesamtzahl der Läufe | Dauerlicht erreicht | | Neulicht erreicht | |
|---|---|---|---|---|
| R. C-Biene: Linke Seite Zugseite | | | | |
| 50 | D. r. / N. l. | 25 | D. r. / N. l. | — |
| | N. r. / D. l. | — | N. r. / D. l. | 25 |
| 50 | D. r. / N. l. | 25 | D. r. / N. l. | — |
| | N. r. / D. l. | — | N. r. / D. l. | 25 |
| 60 | D. r. / N. l. | 30 | D. r. / N. l. | — |
| | N. r. / D. l. | — | N. r. / D. l. | 30 |
| L. C-Biene: Rechte Seite Zugseite | | | | |
| 83 | D. r. / N. l. | 9 | D. r. / N. l. | 31 |
| | N. r. / D. l. | 40 | N. r. / D. l. | 3 |

(Abb. 23). In einigen Fällen (Tabelle 2, 2. Teil) reagierte das Tier, wenn es dem Neulicht zugewendet lief, zwar durch eine vorübergehende Abschwenkung auf diesen neuen Reiz, kam aber im Endeffekt häufig zum Dauerlicht.

Wichtig war auch, in welcher Körperhaltung das Versuchstier den E-Punkt passierte. Um in die richtige Lage zum Dauerlicht zu kommen, drehten sich nämlich die Tiere im ersten Augenblick etwas über die normale Schräglage hinaus. Das Blickfeld war dadurch gegen sonst verschoben. Wurde die Biene in dieser Situation vom neuen Reiz ge-

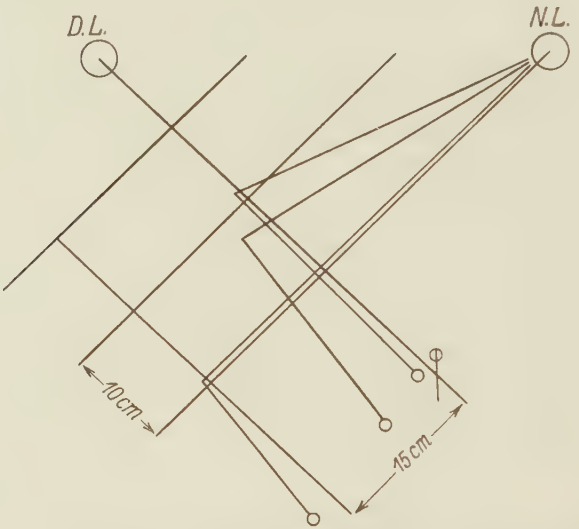


Abb. 23. Verhalten einer R,C-Biene im Neulichtversuch: Schema. Das Tier hat den vollen Anblick des neu auftauchenden Reizes.

troffen, so wirkte er naturgemäß anders als für gewöhnlich. Aus diesem Grunde wurde der Start der Tiere 5 cm vom E-Punkt entfernt gelegt. Die Tiere passierten dann den E-Punkt in der üblichen Schräglage des Körpers. Die Versuche zeigen, daß von den beiden Faktoren der intracentralen Einstellung auf das ursprüngliche Ziel und des durch die Körperhaltung bedingten vollen Anblicks im allgemeinen der volle Anblick ausschlaggebender ist. Unter diesem Gesichtspunkt lassen sich jetzt auch die Kurven der Abb. 7 und Abb. 11 befriedigend deuten. Es handelte sich dort um die Erklärung: 1. warum einseitig geblendete Bienen sich mit der sehenden Seite tangential zum Licht einstellten, wenn sie vor Erreichung ihres Zieles zur Ruhe kamen. 2. Warum eine C-Biene im Zweilichtversuch immer zum voll angeblickten Licht kam, wenn sie in adäquater Laufhaltung zu diesem Licht am Start losgelassen wurde.

Zuweilen beobachtete ich ein Verhalten der Versuchstiere, das dem eben Gesagten widersprach. Ein Tier, daß z. B. sonst normal dem Einfluß des voll angeblickten Reizes nachgab, konnte sich plötzlich in einer Reihe von Läufen von diesem Einfluß emanzipieren und zum anderen Licht gelangen, gleichgültig, ob dies das Neulicht oder Dauerlicht war. Da die äußeren Bedingungen naturgemäß genau dieselben waren wie in früheren Versuchen, läßt sich dieses Verhalten nur durch die Annahme einer vom Centralnervensystem ausgehenden Beeinflussung erklären. Es ist in Parrallele zu setzen zu den von ALVERDES (1930) entdeckten Serienläufen bei Krebsen. Die Tendenz zu Serienläufen dauerte bei den von mir untersuchten Bienen gewöhnlich fünf bis zehn Läufe an.

### c) Tiere mit einseitig verkürzten Beinen.

Zur weiteren Prüfung der Frage, ob tatsächlich der volle Anblick eine wesentliche Rolle spielt oder ob etwa centrale, durch die Operation bedingte Komplikationen bei den eben beschriebenen Experimenten ausschlaggebend sind, wurden die folgenden Versuche angestellt: War der volle Anblick das Maßgebliche, so mußte es gelingen, ähnliche Resultate wie bei der central bedingten Schräglage zu erhalten, wenn man die letztere durch einen peripheren Eingriff, und zwar durch Verkürzung der Beine einer Seite, hervorrief. Führte ich durch eine solche Operation eine für das Tier möglichst wenig kompensierbare Schrägstellung herbei, so waren es — abgesehen von Tendenzen zu asymmetrischem Lauf — vor allem drei Faktoren, die in den fraglichen Versuchen die Tiere beeinflussen konnten:

1. die funktionell bedingte Ablenkung nach der intakten Beinseite (Abb. 24),
2. die intracentrale Einstellung auf das Ziel,
3. der volle Anblick eines Reizes (Tabelle 3).

Die Tabelle zeigt, daß der volle Anblick auch in diesen Versuchen den maßgeblichen Faktor ausmacht, wo der die Schräglage bedingende Eingriff peripher und nicht, wie zuvor, central liegt. Die Zahl der Tiere, die auf den vollen Anblick reagieren, ist im allgemeinen etwas niedriger als die der C-Tiere (vgl. Tabelle 2). Es erklärt sich das daraus, daß die Tiere gelegentlich durch ihre Locomotionsweise den Eingriff kompensieren konnten. Wichtig ist es in diesem Zusammenhang, daß Individuen, denen bloß die Tarsen einseitig entfernt waren, die also, wie früher (S. 297) auseinandergesetzt wurde, leicht in die symmetrische Lage zum Licht kommen konnten, fast in 100% wie normale Bienen zum Dauerlicht gelangten.

Tabelle 3. D = Dauerlicht; N = Neulicht; l = links vom Tier; r = rechts vom Tier.

| Gesamtzahl der Läufe | Dauerlicht erreicht | | in % | Neulicht erreicht | | in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Biene: Linke Beinseite verkürzt: Gang nach rechts | | | | | | |
| 43 | D. l. / N. r. | 20 | 46,5 | D. l. / N. r. | 1 | 2,3 |
| | N. l. / D. r. | 2 | 4,6 | N. l. / D. r. | 20 | 46,5 |
| 52 | D. l. / N. r. | 25 | 48 | D. l. / N. r. | 1 | 1,8 |
| | N. l. / D. r. | 4 | 7,7 | N. l. / D. r. | 22 | 42,3 |
| 52 | D. l. / N. r. | 25 | 48 | D. l. / N. r. | 1 | 1,8 |
| | N. l. / D. r. | 1 | 1,8 | N. l. / D. r. | 25 | 48 |
| 60 | D. l. / N. r. | 23 | 38,3 | D. l. / N. r. | 7 | 11,7 |
| | N. l. / D. r. | — | — | N. l. / D. r. | 30 | 50 |
| Biene: Rechte Beinseite verkürzt: Gang nach links | | | | | | |
| 50 | D. l. / N. r. | 4 | 8 | D. l. / N. r. | 26 | 52 |
| | N. l. / D. r. | 19 | 38 | N. l. / D. r. | 1 | 2 |
| 110 | D. l. / N. r. | 9 | 8,1 | D. l. / N. r. | 41 | 37,2 |
| | N. l. / D. r. | 50 | 45,4 | N. l. / D. r. | 10 | 9,1 |
| 50 | D. l. / N. r. | 3 | 6 | D. l. / N. r. | 22 | 44 |
| | N. l. / D. r. | 25 | 50 | N. l. / D. r. | — | - |

Die starke Wirkung des durch die Körperlage bedingten vollen Anblicks mag nochmals an einem Beispiel erörtert werden: Die linke Beinseite des Versuchstieres war intakt. Trotz der starken funktionellen Bevorzugung dieser Körperseite (siehe Dunkelversuch) kam das Tier,

selbst wenn sich das Neulicht links von ihm befand, also auf der bevorzugten Seite, in 50—60% der Fälle zum Dauerlicht. Deutlich traten dabei manchmal die Anstrengungen hervor, die das Tier ausführte, um die Richtung zum Dauerlicht beizubehalten; der funktionell bedingte Zug nach der intakten Beinseite wurde intracentral ausgeglichen.

Trieb ich die Verkürzung einer Beinseite so weit, daß nur noch kurze Beinstummel von höchstens 2 mm Länge stehen blieben, so erlangte die Zugseite in entscheidender Weise das Übergewicht: das Tier kam zum Licht auf der Zugseite in 90—95% der Fälle, obgleich es den vollen Anblick des anderen Lichtreizes hatte.

**d) C-Tiere mit einseitig verkürzten Beinen.**

Um die Auswirkung des centralen Eingriffs und die Bedeutung des Eingriffs am Effectorensystem gegeneinander abzuwägen, wurden beide Operationen kombiniert. Verkürzte ich einem C-Tier die Beine der Zugseite, so blieb beim Lauf zum Licht trotzdem die Schräglage erhalten: Der Eingriff am Centralnervensystem besitzt einen größeren Einfluß als der periphere, und zwar verhielten sich solche Tiere einem einzigen Licht gegenüber so, daß sie in schräger Körperlage bei einem Abweichen nach der intakten Beinseite ihr Ziel erreichten (Abb. 24).

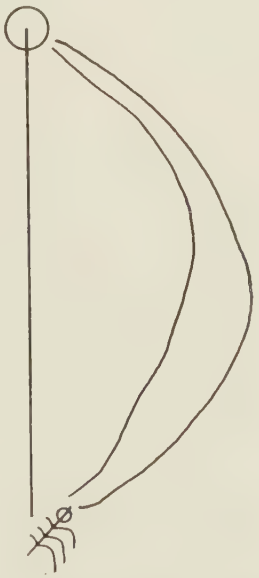

Abb. 24. Biene mit links verkürzten Beinen beim Lauf zu einem Licht.

Im Neulichtversuch kamen die Bienen, wenn das Neulicht voll angeblickt wurde, immer zu ihm. Die funktionelle Überlegenheit der intakten Beinseite und die Körperhaltung wirken bei der Erreichung des Zieles zusammen. Die Stummel der Beine der Zugseite schritten hastiger als die intakten Beine der Schubseite. Die intakten Beine, hauptsächlich das letzte, hakten sich häufig etwas mit dem Tarsus auf der Unterlage fest; währenddessen machten die Beine der Zugseite weiter Gehbewegungen. Diese letzteren erfolgten viel rascher als gewöhnlich. Es erscheint mir wahrscheinlich, daß durch dieses Verhalten eine Art Steuerung als Korrektur erreicht werden sollte. »Kann der Gang auf das Licht zu nicht durch die normalen Beinbewegungen erzielt werden, so werden sie in zweckmäßiger

Weise abgeändert« (v. Buddenbrock, 1931), bzw. es wird wenigstens versucht, eine Korrektur vorzunehmen.

Wurden die Beine der Schubseite beschnitten, so wirkten Körperlage und ziehende intakte Beinseite im gleichen Sinne: die Wirkung der intakten Beine der Zugseite war so stark, daß selbst 15 cm an einem Reiz vorbei das Licht auf der intakten Beinseite erreicht wurde.

## VIII. Verhalten beim Abwandern der Hälfte des Standlichtes.

Zur weiteren Prüfung der Bienen Lichtreizen gegenüber wurde eine Versuchsanordnung gewählt, bei der für das Tier während des Versuchs ein Reizspender in deren zwei zerlegt wurde.

Zwei Lampen wurden so dicht zusammengestellt, daß der Eindruck einer einzigen Lichtquelle hervorgerufen wurde. Während des Versuchs wanderte das eine Licht langsam fort, das andere Licht behielt seinen Standort bei. Das Wanderlicht bewegte sich auf der Senkrechten der Verbindungslinie von Standlicht und Startplatz. In dem Versuch wurde also die Intensität des am Standort verbleibenden Lichtes auf die Hälfte herabgesetzt. Die Intensität des wandernden Lichtes nahm für die Biene ab, je weiter es sich vom Standlicht entfernte.

### a) Normale Tiere.

Bei normalen Bienen lag der Startplatz 50 cm von der Lichtquelle entfernt. Die Geschwindigkeit des abwandernden Lichtes betrug durchschnittlich 8—12 cm pro Sekunde. Während dieser Zeit legte die Biene im Mittel 7—11 cm zurück. Der Zeitpunkt, an dem die eine Lampe zu wandern begann, konnte in diesen Versuchen beliebig gewählt werden, da dies ohne Einfluß auf die Versuchsergebnisse war. Die Wanderung der einen Lampe begann frühestens, wenn das Versuchstier einen Lauf von 5 cm hinter sich hatte, spätestens, wenn es noch 15 cm vom Licht entfernt war. Das Wanderlicht blieb 30 cm vom Standlicht entferntstehen.

Um Fehlerquellen zu vermeiden, die durch Tendenzen der Versuchstiere zum Abweichen nach einer bestimmten Körperrichtung entstehen könnten, wurde von Lauf zu Lauf mit Stand- und Wanderlicht gewechselt. Das Wanderlicht bewegte sich also während eines Laufes nach rechts, während des nächsten nach links usw.

Bei diesen Versuchen kamen normale Bienen in 99% der Fälle zum Standlicht. Ihre Laufkurve konnte dabei eine gerade sein oder in Bogen nach dem Wanderlicht zu abweichen oder gar geradlinig in Richtung des Wanderlichtes verlaufen, um dann plötzlich in scharfem Knick nach dem Standlicht abzubiegen.

Häufig beobachtete ich bei diesen Experimenten, daß im Augenblick, in dem die eine Lampe fortzuwandern begann, der Lauf plötzlich sistiert wurde und das Tier Körper und Antennen zu putzen begann, sich eventuell sogar zwei- bis dreimal hin- und herwandte.

Bienen, die in einem Zustand intracentraler Labilität waren, wurden in Analogie zu früheren Versuchen leicht durch das Wanderlicht abgelenkt; sie kamen bis zu 40% der Fälle zu diesem. Tiere mit intracentral bedingten Tendenzen zum asymmetrischen Lauf gelangten zu dem Licht, das in der bevorzugten Laufrichtung lag, gleichgültig, ob es Standlicht oder Wanderlicht war.

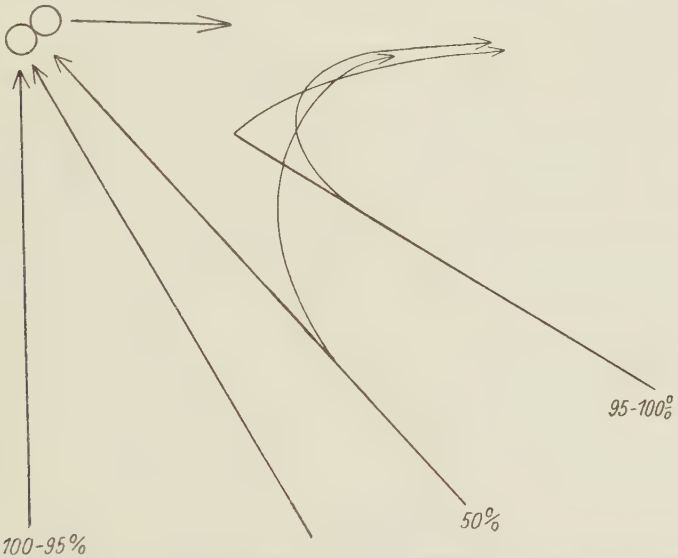


Abb. 25. Reaktionsschema einer normalen Biene bei Abwandern der Hälfte des Standlichtes.

Verschob ich den Startplatz parallel zum Weg, den das Wanderlicht zurücklegte, so daß der Winkel, den Wanderlicht, Standlicht und Startplatz einschlossen, immer spitzer wurde, so kam schließlich eine Grenze, von der ab alle Läufe zum Wanderlicht gingen. Umgekehrt bestand eine Grenze, bis zu der alle Läufe zum Standlicht führten (Abb. 25).

### b) C-Tiere.

C-Bienen liefen wesentlich langsamer als gesunde Tiere. Der Versuch wurde daher so abgeändert, daß das Wanderlicht erst seine Bewegung mit 2—3 cm pro Sekunde begann, wenn die Biene 10—15 cm von der Lichtquelle entfernt angekommen war. Die C-Tiere gelangten unter diesen Bedingungen in 80% der Fälle zum Wanderlicht, wenn dieses

sich nach der operierten Seite zu bewegte; im anderen Falle dagegen, wenn das Wanderlicht auf der intakten Seite abwanderte, kam die Biene zum Standlicht. — Die Versuche ergänzen die vorige Versuchsreihe dahin, daß der volle Anblick selbst dann ausschlaggebend ist, wenn das voll angesehene Licht dauernd an Intensität verliert.

Außer diesen Läufen zum voll angeblickten Wanderlicht, die durchaus am häufigsten waren, hatte das Tier die Möglichkeit, den Wanderreiz trotz des vollen Anblicks zu ignorieren. Es kam in solchen Fällen geradlinig zum Standlicht. Zuweilen reagierte es auch durch anfängliches Abbiegen zum Wanderlicht, korrigierte sich aber und lief im Bogen zum Standlicht. Dieses Ergebnis entspricht durchaus dem der früheren Versuche.

**c) Tiere mit einseitig verkürzten Beinen.**

Stellte ich die Schräglage des Körpers durch einseitige Beinoperation her, so gelangten die Tiere in 50% der Fälle zum voll angeblickten Wanderlicht. Wanderte das Licht auf der intakten Beinseite ab, so erfolgte trotz der funktionellen Bevorzugung dieser Beinseite keine Ablenkung. Die Tatsache, daß bei dem peripheren Eingriff die Wirkung des voll angesehenen Lichtes geringer ist, wurde schon früher erörtert.

Beim Abschwenken der Bienen nach dem Wanderlicht fand häufig ein Heben der Beine der intakten Seite und ein Tasten nach dem Standlicht zu statt; oder zuweilen wurde der Lauf zum abwandernden Licht nach kurzer Zeit unterbrochen, das Tier blieb stehen und begann sich zu putzen. — Ähnliche Reaktionen als Ausdruck eines intracentralen Schwankens wurde schon in früheren Versuchen des öfteren geschildert.

## IX. Zusammenfassung.

1. Entflügelte, im übrigen aber intakte Bienen laufen in einem optisch homogenen Versuchsfeld, in dem sie also keinen Orientierungspunkt finden, beliebig umher.

2. Eine horizontal wirkende Lichtquelle erreichen photopositive Bienen geradlinig. Bei gleichbleibenden äußeren Bedingungen kann der zielgerichtete Lauf zeitweise von unorientierten Läufen unterbrochen werden (Abb. 5a, b, c). Dieses Verhalten läßt sich durch wechselnde intracentrale Disponiertheiten des Versuchstieres erklären.

3. Mehreren gleichstarken Lichtreizen gegenüber hat die Biene verschiedene Reaktionsmöglichkeiten:

a) Sie kann sich lediglich nach einer Lichtquelle orientieren, so als ob die anderen nicht vorhanden wären: die Wirkung der letzteren ist intracentral ausgeschaltet.

b) Verschaffen sich zwei Lampen zu gleicher Zeit Geltung, so kann das Tier eine Zeitlang auf der zugehörigen Mittelsenkrechten laufen. Ein zeitweiliges Hin- und Herwenden des Körpers in Richtung der beiden Lichter ist als Ausdruck dafür anzusehen, daß das Tier beide Reize getrennt wahrnimmt. Der Lauf auf der Mittelsenkrechten wird häufig zu einer Zickzackbahn. Die Biene verrät durch sie ihr intracentrales Schwanken.

c) Ebenso wie zwei Lampen zur Geltung kommen, können auch von vornherein drei Lichter den Lauf der Biene beeinflussen (Abb. 17). Es treten dann die mannigfachsten Interferenzreaktionen auf. Dabei vermag das Tier einen physikalisch stärkeren Reiz zugunsten eines schwächeren intracentral auszuschalten.

4. Manche Individuen zeigen beim Laufen die Tendenz zum Abweichen nach der rechten oder linken Körperseite (Abb. 2). Diese Tendenzen zum asymmetrischen Lauf äußern sich im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung in ständigem Abweichen nach einer Seite. Als Spurbild resultiert eine spiralähnliche Kurve. Haben solche Tiere die Möglichkeit, sich nach mehreren gleich- oder ungleichstarken Lichtern zu orientieren, so kommen sie zu denjenigen, die in der beim Lauf bevorzugten Richtung liegen.

5. Erscheint, während eine normale Biene zum Licht läuft, ein zweites Licht als Neureiz im Versuchsfeld, so erreicht sie trotzdem ihr ursprüngliches Ziel (Abb. 22, Tabelle 1). Der Neureiz ist in diesem Falle nicht imstande, die intracentrale Fixierung an das erste Ziel zu lösen.

6. Bei dauerndem Umschalten zweier Lichter pendeln die Versuchstiere zwischen beiden abwechselnd wirksam werdenden Reizquellen hin und her. Nach kürzerer oder längerer Zeit hört diese Reaktionsweise auf, und die Biene geht zum unorientierten Lauf im Versuchsfeld über, oder es stellt sich eine Disponiertheit zum Ruhen her, worauf hin das Tier an der Stelle des zuletzt wirksamen Reizes seinen Lauf sistiert.

7. Einseitig geblendete Bienen produzieren im allgemeinen zunächst Spiral- oder Bogenläufe nach der sehenden Seite (Abb. 6). Während der Versuche kann eine Gewöhnung der Tiere an die ihnen aufgezwungene Situation eintreten: Sie kommen vom Spirallauf zum geraden, gerichteten Lauf. In seltenen Fällen sind sie von vornherein in der Lage, sich geradlinig fortzubewegen. Je nach dem Grad der intracentralen Orientiertheit des Tieres über die Situation können diese drei Lauftypen ausgeführt werden und einander ablösen. Von verschie-

denen gleichwertigen Reizen bevorzugt das einseitig geblendete Tier denjenigen, der auf der sehenden Seite liegt (Abb. 12, 13, 14).

8. Einseitige oder beiderseitige partielle Blendung der Augen beeinflußt die Biene unwesentlich in ihrer Zielsicherheit (Abb. 9). Gelegentlich weicht sie nach der in geringerem Umfange von der Blendung betroffenen Seite ab.

9. Der Einfluß der Punktaugen kann bei diesen Versuchen vernachlässigt werden.

10. Durch Zerschneiden einer Commissur zwischen Unterschlundganglion und erstem Thoracalganglion können die Bienen (C-Bienen) während der Ruhe in eine Zwangshaltung versetzt werden, die im Sinne der Psychiatrie aufzufassen ist (Abb. 1). In dieser central bedingten asymmetrischen Körperhaltung laufen die Tiere geradlinig zum Licht (Abb. 11). Im Versuchsfeld ohne Ziel veranlaßt die Operation das Tier zu einem Spirallauf nach der intakten Seite (Abb. 3). Die Ganzheitlichkeit des Verhaltens ist bei den C-Bienen durch den einseitigen Eingriff am Centralnervensystem nicht beeinträchtigt. Von mehreren ihnen gebotenen gleich- und ungleichartigen Lichtreizen bevorzugen sie den, zu dem sie voll hingewandt sind (Abb. 11, 23).

11. Einseitige Blendung der C-Tiere wirkt sich verschieden aus, je nachdem das Auge der intakten oder der operierten Seite geblendet ist. Auf der operierten Seite geblendete C-Tiere verhalten sich wie lediglich einseitig geblendete Bienen. Auf der intakten Seite geblendete C-Bienen sind besonders mehreren Reizen gegenüber intracentral unorientiert (Abb. 16a, b). Gewöhnungen an die Situation treten auch bei einseitig geblendeten C-Tieren ein, allerdings langsamer und unvollkommener als bei nur einseitig geblendeten Bienen.

12. Bei Blendung des vorderen Teiles des Auges der operierten Seite verhält sich die C-Biene zunächst wie ein total auf dieser Seite geblendetes Tier; aber innerhalb weniger Läufe tritt Gewöhnung an die veränderte Lichtperception ein. Die Biene kommt zum gerade gerichteten Lauf (Abb. 10).

13. Eine asymmetrische Körperhaltung läßt sich bei Bienen auch durch Verkürzung der Beine einer Seite erreichen. Äußerlich betrachtet, sind die Reaktionen solcher Tiere denen der C-Bienen ähnlich (Abb. 4), dem Wesen nach aber sind sie insofern verschieden, als der Eingriff bei der C-Biene central und bei den beinoperierten Tieren peripher an den Effectoren liegt. Kombiniert man beide Eingriffe, so erweist sich der centrale als der wirksamere.

14. Intakte, einseitig geblendete Tiere, C-Tiere und einseitig geblendete C-Tiere reagieren nystagmisch sowohl nach rechts wie nach links. Ob und in welcher Weise Tiere auf den nystagmischen Reiz ansprechen, hängt ab von ihrer intracentralen Disponiertheit und im Falle der Blendung von ihrer Orientiertheit über die Situation.

15 Werden C-Tiere oder normale Tiere gleichzeitig einem nystagmischen Reiz und einem Standreiz ausgesetzt, so haben sie drei Reaktionsmöglichkeiten (Abb 21). Sie reagieren

a) entweder auf den Drehreiz allein oder

b) auf den Standreiz allein, oder

c) sie produzieren Interferenzläufe.

## Literatur.


Alverdes, F., 1930: Tierpsychologische Analyse der intracentralen Vorgänge, welche bei decapoden Krebsen die locomotorischen Reaktionen auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 137.

— 1931: Die Frage nach der Ganzheitlichkeit in den Verhaltensweisen der Tiere. Biol. gener. 7.

Baumgärtner, H., 1928: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 7.

Buddenbrock, W. v., 1931: Tropismen. In: Gellhorn, Lehrb. d. allgem. Physiol. Leipzig.

Clark, L. B., 1928: Adaptation versus experience as an explanation of the modification in certain types of behavior. J. of ex. Zool. 51.

Henke, K., 1931: Die Lichtorientierung und die Bedingungen der Lichtstimmung bei der Rollassel Armadilidium cinereum Zenker. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 13.

Mast, S. O., 1928: Photic orientation in insects with special reference to the drone-fly, Eristalis tenax and the robber-fly, Erax rufibarbis. J. of ex. Zool. 38.

Minnich, E., 1919: The photic reactions of the honey-bee, Apis mel. L. J. of ex. Zool. 29.

Müller, A., 1925: Über Lichtreaktionen von Landasseln. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 3.

Müller, E., 1931: Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 14, H. 2.

Schlieper, C., 1927: Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 6.

Wolsky, A., 1931: Weitere Beiträge zum Ocellenproblem. Die optischen Verhältnisse der Ocellen der Honigbiene. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 14, H. 2.

# Lebenslauf.

Am 26. Mai 1907 wurde ich, Fritz Urban, zu Sulzbach (Saar) als Sohn Philipp Urbans, Materialienverwalter der Grube Sulzbach und Altenwald, und seiner Ehefrau Berta, geb. Wäldin, geboren. Ich bin evangelischer Konfession. Die preußische Staatsangehörigkeit besitze ich als Saarländer durch Geburt.

Ich besuchte folgende Schulen: 1913—1916 die evangelische Volksschule zu Sulzbach, 1916—1926 das Reform-Realgymnasium zu Sulzbach, das ich am 12. März 1926 mit dem Zeugnis der Reife verließ, um in Marburg von 1926 bis 1930 Zoologie, Botanik, Chemie und Mathematik zu studieren. Am 18. Juli 1930 unterzog ich mich in Marburg in den genannten Fächern der mündlichen Prüfung für das Lehramt an höheren Schulen. Seit 1. Oktober 1930 bin ich der Oberrealschule zu Marburg zur praktischen Ausbildung überwiesen. Meine Eltern wohnen, seit mein Vater pensioniert ist, in Schriesheim an der Bergstraße.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Privatdozenten: Alverdes, Anschütz, v. Auwers, Claussen, Frank, Gessner, Grüneisen, v. Haffner, Hensel, Jaensch, Korschelt, Krafft, Meerwein, Neumann, Nordhausen, Schäfer, Strecker, Valeton, Wittig. Ihnen allen bin ich zu größtem Danke verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.